

**UNA APROXIMACIÓN ECOMORFOLÓGICA AL ESTUDIO DEL APARATO  
MASTICATORIO DEL ORDEN CHIROPTERA: RELACIÓN CON LA DIETA Y EL  
AMBIENTE**

Trabajo de tesis para optar al título de Doctor en Biología de la UNNE  
Facultad de Ciencias Naturales y Exactas y Agrimensura  
Universidad Nacional del Nordeste

**TESISTA:**

**MARÍA ANTONELLA ARGOITIA**

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Av. Libertad 5470  
3400, Corrientes, Argentina

**DIRECTOR:**

**PABLO VICENTE TETA**

División Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Consejo  
Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Ángel Gallardo 470, C1405DJR, Ciudad Autónoma  
de Buenos Aires, Argentina.

**Co-DIRECTOR:**

**GUILLERMO HERNÁN CASSINI**

División Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Consejo  
Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Ángel Gallardo 470, C1405DJR, Ciudad Autónoma  
de Buenos Aires, Argentina. Departamento de Ciencias Básicas, Universidad Nacional de Luján (UNLu),  
Ruta 5 y Avenida Constitución, CC 221, CP 6700, Luján, Argentina



Corrientes 2023

## ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS .....	v
RESUMEN .....	ix
ABSTRACT .....	x
ÍNDICE DE FIGURAS .....	xi
ÍNDICE DE TABLAS .....	xv
<b>CAPÍTULO 1. La radiación morfológica y ecológica de Chiroptera .....</b>	<b>1</b>
1.1 Introducción .....	1
<i>1.1.1 Los fundamentos del paradigma de correlación forma-función, la ecomorfología y el estudio de los murciélagos.....</i>	<i>2</i>
<i>1.1.2 Ecomorfología y aspectos dietarios, craneomandibulares y locomotores de los murciélagos...5</i>	<i>5</i>
<i>1.1.3 Ecomorfología de los murciélagos de Argentina .....</i>	<i>8</i>
1.2 Sumario de los capítulos .....	11
1.3 Objetivo general .....	13
1.4 Hipótesis general.....	13
<b>CAPÍTULO 2. Relación dieta aparato masticatorio en el murciélagos frugívoro <i>Sturnira lilium</i> (Stenodermatinae, Phyllostomidae) .....</b>	<b>14</b>
2.1 Introducción .....	14
<i>2.1.1 Ecomorfología y frugivoría en murciélagos.....</i>	<i>16</i>
<i>2.1.2 Aspectos dietarios de Sturnira lilium.....</i>	<i>17</i>
2.2 Materiales y métodos .....	20
<i>2.2.1 Región de estudio .....</i>	<i>20</i>
<i>2.2.2 Colecciones y especímenes revisados.....</i>	<i>20</i>
<i>2.2.3 Datos morfométricos craneomandibulares .....</i>	<i>21</i>
<i>2.2.4 Tratamiento de datos morfométricos.....</i>	<i>23</i>
<i>2.2.5 Información dietaria.....</i>	<i>24</i>
<i>2.2.6 Tratamiento de datos alimentarios.....</i>	<i>24</i>
<i>2.2.7 Análisis morfométricos.....</i>	<i>25</i>
<i>2.2.7.1 Integración intraespecífica .....</i>	<i>25</i>
<i>2.2.7.2 Integración ecomorfológica .....</i>	<i>26</i>
2.3 Resultados .....	27
<i>2.3.1 Síntesis de la información dietaria.....</i>	<i>27</i>

2.3.2 Análisis de valores atípicos y colinealidad de las variables .....	30
2.3.3 Integración intraespecífica.....	30
2.3.4 Integración ecomorfológica .....	34
2.3.5. Predicciones dietarias basadas en análisis de PLS .....	44
2.4 Discusión .....	46
2.4.1 Integración intraespecífica de <i>Sturnira lilium</i> .....	46
2.4.2 Aspectos dietarios e integración ecomorfológica.....	47
2.4.3 Predicciones dietarias en ecorregiones con desconocimiento de datos tróficos .....	51
<b>CAPÍTULO 3. Morfología alar y estrategias de forrajeo en un ensamblaje de murciélagos insectívoros (Molossidae) en el Nordeste de Argentina.....</b>	<b>54</b>
3.1 Introducción .....	54
3.2 Morfología alar, aerodinámica y su relación con la ecología alimentaria .....	56
3.3 Estrategias de forrajeo en molósidos .....	59
3.2 Materiales y métodos .....	61
3.2.1 Sitio de estudio .....	61
3.2.2 Muestreo de campo.....	61
3.2.3 Categorías ecológicas .....	62
3.2.4 Montaje de especímenes y fotografiado .....	63
3.2.5 Datos morfométricos .....	64
3.2.6 Facultad y desempeño del vuelo.....	65
3.2.6.1. Índices aerodinámicos.....	65
3.2.6.2. Análisis estadísticos .....	66
3.2.7 Forma del ala .....	67
3.2.7.1 Datos basados en landmarks y semilandmarks.....	67
3.2.7.2. Análisis multivariados de forma .....	69
3.2.8 Alometría multivariada estática y evolutiva de los patagios.....	70
3.2.8.1 Análisis de alometría estática .....	70
3.2.8.2. Análisis alometría evolutiva.....	71
3.3 Resultados .....	72
3.3.1 Especímenes colectados, gremios y ambientes de forrajeo.....	72
3.3.2 Facultad y desempeño del vuelo .....	74
3.3.2.1. Indices aerodinámicos y prueba de Kruskal-Wallis.....	74
3.3.3 Análisis multivariados de forma.....	78
3.3.4. Alometría multivariada estática y evolutiva de los patagios.....	81
3.4.1. Análisis de alometría estática.....	81

3.4.2. Análisis de alometría evolutiva.....	83
3.4. Discusión .....	86
3.4.1 Facultad y desempeño del vuelo.....	86
3.4.2 Análisis multivariados de forma.....	89
3.4.3 Estrategias de vuelo y hábitos alimentarios.....	90
3.4.3 Alometría multivariada estática y evolutiva de los patagios.....	92
<b>CAPÍTULO 4. Diversidad ecomorfológica de ensambles de murciélagos del Nordeste de Argentina.....</b>	<b>94</b>
4.1 Introducción .....	94
4.1.1 Los murciélagos del Nordeste de Argentina.....	99
4.2 Materiales y métodos .....	101
4.2.1 Ecorregiones y ensambles de estudio.....	101
4.2.2 Colecciones y especímenes revisados.....	103
4.2.4 Datos morfométricos craneomandibulares .....	104
4.2.5 Gremios .....	107
4.2.6 Análisis ecomorfológicos.....	110
4.2.7 Variables ambientales .....	110
4.3 Resultados .....	114
4.3.1 Riqueza específica de gremios por ensamble .....	114
4.3.2.1 Análisis con tamaño .....	115
4.3.1.2 Análisis sin tamaños .....	128
4.3.2 Comparación entre ensambles y su relación con variables ambientales.....	139
4.4 Discusión .....	145
4.4.1 Caracterización ecomorfológica de los ensambles .....	145
4.4.2 Estructura de ensambles y variables ambientales de las ecorregiones estudiadas.....	150
<b>CAPÍTULO 5. Conclusiones .....</b>	<b>153</b>
5.1. Perspectivas futuras .....	156
<b>APÉNDICES .....</b>	<b>159</b>
<b>CAPÍTULO 2: Integración ecomorfológica en <i>Sturnira lilium</i> .....</b>	<b>160</b>
<b>Apéndice 2.1.</b> Lista de localidades de especímenes.....	160
<b>Apéndice 2.2.</b> Localidades con datos de dieta .....	164

<b>Apéndice 2.3.</b> Especímenes utilizados en los análisis de integración intraespecífica y ecomorfológica .....	167	
<b>Apéndice 2.4</b> Tablas de datos dietarios.....	177	
<b>Apéndice 2.5.</b> Histogramas de variables morfométricas medidas .....	184	
<b>Apéndice 2.6.</b> Resultados del Test de Rosner .....	190	
<b>Apéndice 2.7.</b> Figuras suplementarias de los análisis de integración intraespecífica .....	191	
<b>Apéndice 2.8.</b> Tablas de los análisis de PLSSs de integración intraespecífica .....	194	
<b>Apéndice 2.9.</b> Figuras suplementarias de los análisis de integración ecomorfológica .....	196	
<b>Apéndice 2.10.</b> Tablas de los análisis de PLSSs de integración ecomorfológica .....	201	
CAPÍTULO 3: Estrategias de vuelo en un ensamble de molósidos .....		209
<b>Apéndice 3.1.</b> Especímenes colectados.....	209	
<b>Apéndice 3.2.</b> Figuras suplementarias de los análisis de PCA .....	210	
<b>Apéndice 3.3.</b> Tablas de análisis estadísticos realizados sobre los parámetros aerodinámicos .....	211	
CAPÍTULO 4: Ecomorfología y comunidades de murciélagos .....		217
<b>Apéndice 4.1.</b> Lista de especies del Nordeste de Argentina .....	217	
<b>Apéndice 4.2.</b> Especímenes de murciélagos revisados para cada ensamble de estudio .....	220	
<b>Apéndice 4.3.</b> Resultados del Test de Rosner .....	223	
<b>Apéndice 4.4.</b> Variables con datos faltantes .....	224	
<b>Apéndice 4.5.</b> Tablas de análisis estadísticos.....	227	
<b>Apéndice 4.6.</b> Figuras suplementarias análisis de PLSSs .....	240	
LITERATURA CITADA .....	241	

## AGRADECIMIENTOS

---

A los curadores de los museos y colecciones biológicas que garantizaron el acceso a las colecciones bajo su cuidado: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; Colección Mamíferos Lillo (CML), San Miguel de Tucumán, Argentina; Colección de mamíferos del Instituto de Biología Subtropical y Facultad de Ciencias Químicas y Naturales (CM-LGE), Misiones, Argentina; Colección de Mamíferos de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad Nacional del Nordeste (FaCENA), Corrientes, Argentina; Museu Nacional (MN), Río de Janeiro, Brasil y Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay (MNHNP), San Lorenzo, Paraguay.

El apoyo del consejo Nacional de investigaciones Científicas y técnicas (CONICET) y la Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), a través del otorgamiento de la beca doctoral que financió gran parte del desarrollo de esta tesis. A la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), por el subsidio brindado para visitas a colecciones científicas y por los numerosos espacios que permitieron compartir y enriquecer los trabajos preliminares a esta versión. Al programa ESCALA, de la Asociación de Universidades Grupo Montevideo (AUGM), por la beca de intercambio otorgada para la visita a la Universidad Nacional de Asunción del Paraguay. A la secretaría General de Ciencia y Técnica de la UNNE (SGCyT) y a la Secretaría de Investigación y Posgrado de la FaCENA (SIP), por otorgarme subsidios que permitieron desarrollar diferentes aspectos logísticos. En especial, a la Srta. Liz Barberán (secretaria SIP-FaCENA), Mirian Damborsky (directora de doctorado de Biología SIP-FaCENA), Gonzalo Sánchez (tesorería FaCENA) y Jorge Ojeda (SGCyT), por su buena disposición y por atender siempre tan amablemente las consultas administrativas durante la carrera de doctorado.

A las personas que ayudaron y permitieron que pueda llevar a cabo tareas referidas a la tesis, al mismo tiempo de poder culminar mi carrera de Profesora de Biología. Entre estas, profesoras de escuelas secundarias y docentes de mis últimas materias de la carrera que contemplaron horarios de trabajos, entre otras responsabilidades, logrando de esa manera ser compatibles ambos caminos de mí formación. A docentes y colaboradores de las cátedras de Geología, Biología de los Invertebrados, Biología de los Cordados, Anatomía Comparada de los Cordados y Comportamiento Animal (FaCENA-UNNE), por brindarme diferentes espacios y tiempos que enriquecieron numerosos aspectos de mi formación docente universitaria. Entre los que se encuentran: Alexandra Crisafulli, Enrique Laffont, Juan Manuel Coronel, Alejandra Hernando,

Martín Ortiz, Cinthia Calamante, Jorge Cespedez, Martín Kowalewski y Mariana Raño, que junto a sus equipos de trabajo, además estuvieron en diversas situaciones del desarrollo de esta tesis motivacionalmente, logísticamente o de ambas maneras. A integrantes del laboratorio de Embriología y de la Colección Herpetológica de la Universidad del Nordeste Blanca Beatriz Álvarez (FaCENA-UNNE), quienes de algún modo me han brindado colaboración con distintos materiales como lupas, balanzas y otras herramientas. Al laboratorio de Biología de los Artrópodos (FaCENA-UNNE), pero en especial a Mario Ibarra por haberme prestado herramientas para el montaje de las fotos de alas de murciélagos. A Celeste Silvestri (IBONE), por guiar y facilitar la descarga y transformación de los parámetros ambientales tomados de *WorldClim*.

Al Laboratorio de Biología de los Cordados del Departamento de Biología (FaCENA-UNNE), donde se desarrolló gran parte del trabajo de mí beca doctoral y fue el lugar en el que realicé mis primeras taxidermias, limpié mis primeros huesos y conseguí y usé mis primeras redes de niebla. A Walter Medina, quien participó en la dirección e inicio de mi proyecto de estudio de la dieta de *Sturnira lilum*, por haberme introducido en el herbario de CTES (Instituto de Botánica del Nordeste-IBONE, Corrientes), enseñandome numerosos ejemplares de plantas y su ayuda en la identificación de sus semillas. A Federico Marangoni y a Rodrigo Cajade, quienes me dirigieron inicialmente, y permitieron de esa manera comenzar mi trabajo en la UNNE-Corrientes.

A mis compañeros Azul Courtis, José Miguel Piñeiro, Luz Thomann, David Aguirre, Yoshitaro Kuroki, Dionel Aguilar, Romina Mauriño, Juan Manuel Fernández, Andrea Lezcano, quienes me han acompañado en muestreos de campo, escuchando tantas versiones preliminares de este trabajo compartidas entre fogones, canciones y exquisitezas gastronómicas, así como también en otras de condiciones adversas. En especial a Pedro Cuaranta, quien además me ayudó a construir varillas para el montaje de redes, compartió sus ilustraciones, afiló mis machetes y cuchillos, cosió mis botas y tantas otras mañas del oficio de técnico y guardaparques que fueron una salvación a diversos y variados momentos. A Karen González por su perseverante compañía a lo largo de todo este tiempo. A Noelia Got y Leandro Bareiro por encausar mis exploraciones, que aún son pocas, pero que serán muchas más, sobre murciélagos en la provincia del Chaco. A Mariano Sánchez, por responder a numerosas consultas, dar ánimo y acompañamiento en este proceso, además de hacerme participe de proyectos y muestreos de campo en las provincias de Corrientes y Misiones. Al grupo de trabajo de la Fundación Amado Bompland (FAB) con quienes compartimos numerosos viajes a la Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros (San Martín, Corrientes), dueños de los campos, peones, voluntarios y vecinos que estuvieron presentes. A Miranda Collett y a todas las personas integrantes de la Fundación Cambyretá para la Conservación de la Naturaleza

(FUCANA); a las personas que me hospedaron en la Estancia Don Luis y con quienes compartí numerosos muestreos de murciélagos en distintos lugares del norte de Argentina.

A los integrantes del Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina (PCMA), en coordinación de Mónica Díaz y Rubén Barquez quienes confiaron en mí para llevar a cabo el desafío de realizar gestión y conservación de los murciélagos de Corrientes. A mis compañeras de delegación (PCMA-Corrientes), Florencia Romero Marayn y Marlen Zaracho, por el intercambio de información y actividades realizadas juntas en el marco de la preservación de los murciélagos del Nordeste de Argentina. En especial, a Florencia Rodríguez, con quien comparto parte del material de estudio referido al ensamble de murciélagos molósidos, que supimos aprovechar para responder a diferentes preguntas en nuestra formación doctoral y que compartimos en trabajos en común.

A las personas que acompañaron mi iniciativa de Proyecto de Extensión Universitaria de Museos Escolares, en especial a Carlos Luna, al profesor Leonardo Amarilla y a la profesora Mariel Cabral con quienes coordiné numerosas actividades. Este proyecto me brindó un espacio para poner en valor y retribuir a la conservación de las colecciones biológicas que son una de las partes esenciales de todo el trabajo realizado.

A Ayelén Lutz y Andrés Bosso que confiaron en mí para heredarme una parte de su biblioteca de murciélagos en forma de numerosos artículos, separatas, guías de campo y libros.

A Felipe Gaudinhio (MN), Isabel Gamarra de Fox (MNHNP), Javier Torres, Julio Torres, Luz Carrizo (UNAM), Alejandra Pardo, Ambrosio Torres (UNT-UEL), Sergio Lucero (MACN), Soledad Tancoff (MACN), Maira Bernis y Juan Manuel Moreira (mis primos) por hospedarme tan amablemente en sus hogares mientras realizaba visitas en las colecciones y/o guiarme entre armarios y cajones.

A tantos profesores y compañeros de cursos de posgrado que brindaron sus experiencias y herramientas para abordar diferentes preguntas y metodologías de trabajo. Numerosas personas de diferentes medios de radios, diarios y programas televisivos que me brindaron un espacio para poder compartir información que fue generada durante el desarrollo de la tesis. Otros tantos amigos, compañeros y *carai biridinis* que transformaron el tiempo de tesis en momentos inigualables que estoy segura serán de los recuerdos más lindos de mi vida. A mi familia y mi hogar de Monte Caseros, amigos del pueblo y del río; en especial, a mis abuelos.

Al Museo Nacional de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), por permitir mi estadía durante el periodo de escritura y análisis de datos, en especial a todos mis compañeros

de la División de Mastozoología, Denise Campo, Adrián Troyelli, Mercedes Imsen y Matías Olmos. También a los integrantes de la División de Herpetología (MACN), que siguieron y acompañaron los últimos momentos de escritura y presentación de la tesis en el museo.

Nada de lo que fue escrito en esta tesis, incluyendo cada acento, coma y palabra, como ninguno de sus gráficos, tablas y dibujos hubieran sido los mismos sin la minuciosa lectura y el cálido acompañamiento de mis directores Pablo Teta y Guillermo Cassini, que estuvieron presentes desde el primer día que esta tesis comenzó.

**Una aproximación ecomorfológica al estudio del aparato masticatorio del orden Chiroptera: relación con la dieta y el ambiente**

Los quirópteros explotan una amplia gama de alimentos, en gran parte relacionados a adaptaciones morfológicas únicas del aparato masticatorio y sus alas. Numerosos estudios se han centrado en describir grupos tróficos y taxonómicos en relación a las variaciones de la morfología y la dieta, a través de enfoques ecomorfológicos bajo el paradigma de forma-función. En esta tesis se realiza una aproximación de esos aspectos, estudiando la anatomía craneomandibular y alar de distintas especies de murciélagos, en diferentes niveles biológicos y escalas espaciales. Se utilizó información procedente de la revisión de colecciones científicas (aplicando diferentes técnicas de morfometría clásica y geométrica), estudios de campo y consulta bibliográfica. En primer lugar, se analizaron aspectos de covariación intraespecífica del aparato masticatorio en función a los perfiles dietarios de un filostómido frugívoro en seis ecorregiones que abarcan gran parte de su rango distribucional. Se estudiaron 433 especímenes de *Sturnira lilium* y se construyó una matriz con datos de 67 especies de plantas presentes en su dieta. En segundo lugar, se exploraron las relaciones entre parámetros aerodinámicos y estrategias de alimentación en un ensamblaje de molósidos insectívoros. Se utilizaron datos de morfología alar obtenidos de 206 individuos de seis especies que se alimentan de insectos con diferentes exoesqueletos en ambientes con diferentes tipos de vegetación. Finalmente, se realizó una integración ecomorfológica de comunidades para distintos grupos tróficos presentes en diferentes ambientes. Se utilizaron datos craneomandibulares de 707 especímenes de 31 especies de 10 grupos funcionales para comparar siete ensambles de cinco ecorregiones del Nordeste de Argentina. Diversos análisis multivariados y tratamientos específicos se aplicaron a los datos morfológicos y ecológicos recopilados. Los resultados obtenidos indican altos grados de correspondencia entre los rasgos anatómicos estudiados y las especializaciones dietarias. A partir de estos resultados se realizó una caracterización en función a las propiedades mecánicas de los ítems consumidos y uso diferencial de los recursos alimentarios en distintos ambientes de ocurrencia de las especies. Los hallazgos obtenidos a partir de los objetivos planteados y la integración de la información generada brindan diferentes aportes al entendimiento ecomorfológico de los murciélagos.

**An ecomorphological approach to the study of the masticatory apparatus of the order Chiroptera: relationship with diet and environment**

Bats exploit a wide range of foods largely related to unique morphological adaptations of their masticatory apparatus and wings. Many studies have focused on describing trophic and taxonomic groups in relation to variations in morphology and diet, through ecomorphological approaches under a form-function paradigm. In this thesis, a characterization of these aspects was made studying craniomandibular and wing bats anatomy at different biological levels and spatial scales. We used information collected from the review of scientific collections (applying different techniques of classical and geometric morphometry), field studies, and bibliographical research. First, we analyzed some aspects of intraspecific covariation of the masticatory apparatus based on the dietary profiles of one frugivorous phyllostomid in six ecoregions that cover a major part of its distributional range. A total of 433 specimens of *Sturnira lilium* were studied, and a matrix was built with data from 67 plant species present in their diet. Second, we explored the relationships between aerodynamic parameters and feeding strategies in an assemblage of molossids insectivores. Data of wing morphology was obtained from 206 individuals of six species that feed on insects with different exoskeletons in environments with different types of vegetation. Finally, an ecomorphological integration of communities was carried out for different trophic guilds present in different environments. Craniomandibular data from 707 specimens of 31 species from 10 functional groups were used to compare seven assemblages from five ecoregions of Northeastern Argentina. Diverse multivariate analyses and specific treatments were applied to morphological and ecological data. The results obtained indicate high correspondence between the anatomical features studied and dietary specializations. A characterization was made based on the mechanical properties of species consumed items and the differential use of food resources in different environments. The findings and the integrated information generated in the present study provide new contributions to a better ecomorphological understanding of bats.

## ÍNDICE DE FIGURAS

---

<b>Figura 1.1.</b> Ejemplos de diversidad de cráneos en murciélagos. A, <i>Glossophaga</i> (nectarívoro); B, <i>Desmodus</i> (sanguívoros); C, <i>Chrotopterus</i> (carnívoro); D, <i>Lasiurus</i> (insectívoro); E, <i>Chiroderma</i> (frugívoro); F, <i>Noctilio</i> (pescador); G, <i>Eumops</i> (insectívoro); H, <i>Myotis</i> (insectívoro).....	7
<b>Figura 2.1.</b> Ejemplos de tipos de frutas consumidas por murciélagos frugívoros. A, espádice (e.g., <i>Piper</i> ); B, drupa (e.g., <i>Celtis</i> ); C, sicono (e.g., <i>Ficus</i> ); D, baya (e.g., <i>Solanum</i> ); E, eterio (e.g., <i>Morus</i> ). .....	16
<b>Figura 2.2.</b> Murciélago frutero común, <i>Sturnira lilium</i> .....	19
<b>Figura 2.3.</b> Mapa de puntos de distribución de los especímenes de <i>Sturnira lilium</i> estudiados. Referencias: en colores, se señalan las distintas regiones de ocurrencia. Margen izquierdo superior, detalle de mapa con la distribución total de la especie.....	21
<b>Figura 2.4.</b> Medidas craneomandibulares usadas en este estudio, ilustradas sobre un cráneo de <i>Sturnira lilium</i> (MACN 17959).....	23
<b>Figura 2.5.</b> Mapa de puntos de localidades con datos de dieta de <i>Sturnira lilium</i> y polígonos de especímenes asignados por proximidad para cada región de estudio.....	28
<b>Figura 2.6.</b> Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración intraespecífica para las medidas del cráneo y la mandíbula con tamaño, mostrando la distribución de los especímenes revisados y sus respectivas ecorregiones.....	32
<b>Figura 2.7.</b> Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración intraespecífica para las medidas del cráneo y la mandíbula sin tamaño, mostrando la distribución de los especímenes revisados y sus respectivas ecorregiones.....	34
<b>Figura 2.8.</b> Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica entre medidas craneales y mandibulares con tamaño y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por familias, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares.....	39
<b>Figura 2.9.</b> Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica entre medidas craneomandibulares con tamaño y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por familias, mostrando la distribución de para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares.....	39

- Figura 2.10.** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica entre medidas craneales y mandibulares con tamaño y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por géneros, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares.....41
- Figura 2.11.** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica entre medidas del craneomandibulares con tamaño y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por géneros, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares.....41
- Figura 2.12.** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica entre medidas craneales y mandibulares con tamaño y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por frutos, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares.....43
- Figura 2.13.** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica entre medidas del craneomandibulares con tamaño y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por frutos, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares.....43
- Figura 3.1.** Anatomía general del ala de un murciélago y aspectos aerodinámicos. A, perfil aerodinámico; vista ventral del ala derecha y B, vista de perfil del ala antero-posterior.....56
- Figura 3.2.** Ubicación del sitio y ambientes de forrajeo del ensamble de murciélagos molósidos estudiados. Se muestran los puntos de muestreo y sus paisajes característicos. A, provincias del nordeste argentino, sombreado en amarillo la región del Chaco Húmedo; el punto indica el Campus Universitario Deodoro Roca, en Corrientes, Argentina. B, detalle satelital, en amarillo delimitado la superficie muestreada; C, paisaje de pastizales modificados; D, zona de transición entre pastizales y parche boscoso.....62
- Figura 3.3.** Ejemplo de montaje de ala utilizado para los especímenes estudiados. Se muestran con puntos los landmarks y *semilandmarks*, con líneas las medidas de longitud y en colores las áreas del ala tomadas en cada fotografía.. .....64
- Figura 3.4.** Especies de murciélagos Molossidae del Campus Universitario Deodoro Roca, Corrientes, Argentina. A, *Eumops patagonicus*; B, *Eumops perotis*; C, *Molossops temminckii*; D, *Molossus molossus*; E, *Molossus fluminensis*; F, *Cynomops planirostris*.....73

<b>Figura 3.5.</b> Diagramas de caja y bigotes para los índices de parámetros aerodinámicos. A, carga alar sin considerar el uropatagio (CAa); B, carga alar considerando el uropatagio (CAu), C, alargamiento lineal (Al), D, alargamiento cuadrático de la superficie alar (Aca), E, alargamiento cuadrático (Acu), F, índice de punta de ala (Ip).....	76
<b>Figura 3.6.</b> Morfoespacio aerodinámico definido por las variables de carga alar y alargamiento incluyendo el uropatagio.....	77
<b>Figura 3.7.</b> Análisis de regresión multivariada para las seis especies de murciélagos molósidos. A, regresión de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) coordenadas de Procrustes ( <i>shape scores</i> ) vs. peso transformado logarítmicamente, B, regresión de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) coordenadas de Procrustes ( <i>shape scores</i> ) vs. tamaño de centroide transformado logarítmicamente. C, regresión de coeficiente de alometría del eje mayor estandarizado (SMA) área total del ala transformada logarítmicamente vs. tamaño de centroide transformado logarítmicamente.....	79
<b>Figura 3.8.</b> Análisis de componentes principales (PCA) para las seis especies de murciélagos molósidos Diagrama de dispersión de los scores a lo largo de los dos primeros componentes principales (PC1 y PC2)..	81
<b>Figura 3.9</b> Morfoespacio y filomorfoespacio del análisis de Componentes Principales teniendo en cuenta la superficie de los patagios y su variación interespecífica.....	84
<b>Figura 4.1.</b> Dimensiones ecológicas del estudio de las comunidades.....	95
<b>Figura 4.2.</b> Niveles propuestos por Arnold (1983) para poner a prueba la hipótesis de adaptación, detallando los gradientes de eficacia biológica y de desempeño contemplados. Figura modificada de Vizcaíno et al. (2016).....	97
<b>Figura 4.3.</b> Provincias del nordeste argentino y puntos de ubicación de los sitios definidos para cada ecorregión de estudio. ....	102
<b>Figura 4.4.</b> Indices de Jaccard y Sørensen calculados para los grupos dietarios.....	112
<b>Figura 4.5.</b> Morfoespacios definidos por los dos primeros componentes del análisis de componentes principales con tamaño, del ensamble de murciélagos de Campos y Malezales. Ecomorfoespacios: A, ecomorfoespacio, B, filomorfoespacio. ....	120
<b>Figura 4.6.</b> Morfoespacios definidos por los dos primeros componentes del análisis de componentes principales con tamaño, de los ensambles de murciélagos del Chaco. Ecomorfoespacios: A, Chaco Húmedo-1; C, Chaco Húmedo-2 y E, Chaco Seco. Filomorfoespacios: B, Chaco Húmedo-1; D, Chaco Húmedo-2; F y Chaco Seco.....	122
<b>Figura 4.7.</b> Morfoespacios definidos por los dos primeros componentes del análisis de componentes con tamaño de los ensambles de murciélagos de los Esteros del Iberá y Paranaense. Ecomorfoespacios: A, Esteros del Iberá; C, Paranaense-1 y E, Paranaense-2. Filomorfoespacios: B, Esteros del Iberá, D, Paranaense-1 y F, Paranaense-2..	125

- Figura 4.8.** Morfoespacios definidos por los dos primeros componentes del análisis de componentes principales sin tamaño, del ensamble de murciélagos de Campos y Malezales. A, ecomorfoespacio, B, filomorfoespacio.....134
- Figura 4.9.** Morfoespacios definidos por los dos primeros componentes del análisis de componentes principales sin tamaño, de los ensambles de murciélagos del Chaco. Ecomorfoespacios: A, Chaco Húmedo-1; C, Chaco Húmedo-2 y E, Chaco Seco. Filomorfoespacios: B, Chaco Húmedo-1; D, Chaco Húmedo-2; F y Chaco Seco.....135
- Figura 4.10.** Morfoespacios definidos por los dos primeros componentes del análisis de componentes principales sin tamaño de los ensambles de Esteros del Iberá y Paranaense. Ecomorfoespacios: A, Esteros del Iberá; C, Paranaense-1 y E, Paranaense-2. Filomorfoespacios: B, Esteros del Iberá, D, Paranaense-1 y F, Paranaense-2.....136
- Figura 4.11.** Gráfico de covariación por las dos primeras dimensiones del PLS de variables del ecomorfoespacio y del ambiente, mostrando la distribución de los siete ensambles de murciélagos del Nordeste de Argentina.....141

## ÍNDICE DE TABLAS

---

<b>Tabla 2.1.</b> Consumo de frutos por <i>Sturnira lilium</i> en las regiones de estudio (% frecuencia promedio). Bibliografía y observaciones de referencia, transformados de acuerdo a Olsen (2017).	29
<b>Tabla 2.2</b> Análisis de colinealidad de las variables.....	30
<b>Tabla 2.3.</b> Mínimos cuadrados parciales (PLS) para los análisis de integración intraespecífica craneomandibular.....	32
<b>Tabla 2.4.</b> Mínimos cuadrados parciales (PLS) para los análisis de integración ecomorfológica para variables craneales y dieta.....	35
<b>Tabla 2.5.</b> Mínimos cuadrados parciales (PLS) para los análisis de integración ecomorfológica para variables mandibulares y dieta.....	36
<b>Tabla 2.6.</b> Mínimos cuadrados parciales (PLS) para los análisis de integración ecomorfológica para variables craneomandibulares y dieta.....	36
<b>Tabla 2.7.</b> Predicciones dietarias para las ecorregiones donde habita <i>Sturnira lilium</i> con dietas desconocidas dentro de la región de estudio.....	45
<b>Tabla 3.1.</b> Definiciones de las medidas de ala tomadas para los especímenes de molósidos estudiados.....	65
<b>Tabla 3.2.</b> Definiciones anatómicas de los landmarks considerados para las especies de molósidos estudiadas.....	68
<b>Tabla 3.3.</b> Resumen de variables tomadas de observaciones de campo tenidas en cuenta para análisis posteriores.....	73
<b>Tabla 3.4.</b> Resultados de prueba <i>post hoc</i> del Test de Kruskal-Wallis para los índices de aerodinámicos.....	75
<b>Tabla 3.5.</b> Resultado por especies del análisis de alometría multivariada de la superficie de los patagios intraespecífica considerando los resultados recortados (i.e., con el conjunto de <i>pseudovalores</i> de <i>Jackknife</i> más pequeños eliminados).....	82
<b>Tabla 3.6.</b> Comparación angular entre los coeficientes obtenidos para las especies incluidas en los análisis de alometría multivariada intraespecífica.....	83
<b>Tabla 3.7.</b> Resultado por especies del análisis de alometría multivariada de la superficie de los patagios interespecífica considerando los resultados recortados (i.e., con el conjunto de <i>pseudovalores</i> de <i>Jackknife</i> más pequeños eliminados).....	85
<b>Tabla 4.1.</b> Especies de murciélagos presentes en cada ensamble del Nordeste de Argentina estudiado.....	103

<b>Tabla 4.2.</b> Cantidad de especímenes con medidas faltantes en cada ensamble del Nordeste de Argentina estudiado. Diferenciando por medidas de cráneo, mandíbula y total por especie.....	105
<b>Tabla 4.3.</b> Categorías de gremios tróficos y grupos funcionales de las especies de murciélagos analizados en este capítulo. .....	109
<b>Tabla 4.4.</b> Parámetros ambientales para los sitios de las ecorregiones de los siete ensambles de murciélagos estudiados del Nordeste de Argentina.....	113
<b>Tabla 4.5.</b> Riqueza específica por gremio para cada ensamble de murciélagos del Nordeste de Argentina. ....	114
<b>Tabla 4.6.</b> Resultados del MANOVA filogenético sobre los dos primeros componentes del PCA-CT para cada ensamble estudiado. ....	117
<b>Tabla 4.7.</b> Comparaciones múltiples entre gremios para cada ensamble estudiado.....	118
<b>Tablas 4.8.</b> Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño del ensamble de Campos y Malezales. ....	120
<b>Tabla 4.9.</b> Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño del ensamble de Chaco Húmedo-1. ....	123
<b>Tabla 4.10.</b> Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño del ensamble de Chaco Húmedo-2. ....	123
<b>Tabla 4.11.</b> Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño del ensamble de Chaco Seco. ....	123
<b>Tabla 4.12.</b> Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño del ensamble de los Esteros del Iberá. ....	126
<b>Tablas 4.13.</b> Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño de los ensambles de Paranáense. ....	126
<b>Tabla 4.14.</b> Comparación angular entre el PC2 de los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño y el PC1 de los PCAs sin tamaño, para los ensambles de murciélagos del Nordeste de Argentina estudiados. ....	129
<b>Tabla 4.15.</b> Resultados del MANOVA filogenético, para cada ensamble de murciélagos estudiados para los componentes del PCA-ST retenidos por el método de la vara partida. ....	131

<b>Tabla 4.16.</b> Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) sin tamaño del ensamble de Campos y Malezales.....	137
<b>Tabla 4.17.</b> Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) sin tamaño del ensamble de Chaco Húmedo-1 .....	137
<b>Tabla 4.18.</b> Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) sin tamaño del del ensamble de Chaco Húmedo-2 .....	137
<b>Tabla 4.19.</b> Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) sin tamaño del ensamble de Chaco Saco. ....	138
<b>Tabla 4.20.</b> Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) sin tamaño del ensamble de los Esteros del Iberá .....	138
<b>Tablas 4.21.</b> Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) sin tamaño de los ensambles de Paranaense. ....	139
<b>Tabla 4.22.</b> PLS para los análisis de relación entre ecomorfoespacio y variables ambientales. 140	

## CAPÍTULO 1. La radiación morfológica y ecológica de Chiroptera

---

*Radiación adaptativa y trófica de los murciélagos; diversidad morfológica y dietaria; morfología funcional (cráneos y alas) y hábitos alimentarios; estudios morfométricos; variaciones intra e interespecíficas; variación morfológica y características ambientales.*

### 1.1 Introducción

Los murciélagos, con más de 1400 especies, son uno de los grupos más diversos de mamíferos, representando más del 20% de las especies vivientes de esta clase. Estos mamíferos ocurren en todos los biomas terrestres excepto en los polos, con mayor riqueza de especies hacia latitudes bajas (Simmons 2005, Simmons & Cirranello 2022). Estudiarlos significa indagar en un grupo de animales de características diversas y extremas, que van desde numerosas radiaciones adaptativas, hasta diversas formas de forrajeo y estrategias de coevolución (Altringham 1996). Su éxito mundial se atribuye en gran parte a que son los únicos mamíferos capaces de realizar un vuelo propulsado y, en algunas especies, al desarrollo de un sofisticado mecanismo de ecolocalización (Jones & Teeling 2006, Macdonald 2006, Smith et al. 2012). Tradicionalmente se reconocían dos subórdenes de murciélagos: Microchiroptera y Megachiroptera. El primero de distribución cosmopolita, constituido por numerosas familias de especies de tamaño pequeño (incluso de 1,5-2 g hasta 150 g) y con un sistema de ecolocalización basado en sonidos producidos por la laringe. El segundo estaba conformado por una única familia (Pteropodidae), restringida al Viejo Mundo y Oceanía, que incluía a los denominados “zorros voladores”, de mayor tamaño (hasta 1 kg) y carentes (con unas pocas excepciones) de un sistema de ecolocación. Más recientemente, esta clasificación ha sido desafiada por las evidencias moleculares, que sugieren la existencia de dos grandes clados: Yangochiroptera (incluyendo a los antes referidos como Microchiroptera, excepto por la superfamilia Rhinolophoidea) y Yinpterochiroptera (incluyendo a los previamente referidos como Megachiroptera más los Rhinolophoidea; Teeling et al. 2005, Amador et al. 2018). Los yinpteroquirópteros se caracterizan por tener dietas mayormente frugívoras y nectarívoras, a excepción de los rinolófidos, que son insectívoros; por otro lado, los yangochirópteros muestran una diversidad enorme de hábitos tróficos, incluyendo especies con dietas carnívoras, nectarívoras, frugívoras, sanguívoras, insectívoras, piscívoras y omnívoras (Teeling et al. 2005, Amador et al. 2018).

Los desafíos físicos planteados por los diferentes tipos de alimentos resultan en adaptaciones anatómicas, en relación a interacciones complejas y multifactoriales con el entorno,

entre las que se encuentran variaciones de los aparatos masticatorios y alas, vinculadas con dietas especializadas y la búsqueda del alimento. Estudios morfológicos de familias individuales y especies simpátricas demuestran que la variación en la forma del cráneo está claramente asociada con la especialización trófica, e indican que la evolución de la morfología craneal y el comportamiento de alimentación están correlacionados (Dumont 2007). Algunos de los primeros estudios en relacionar los aparatos masticatorios de los murciélagos y las distintas dietas desde un punto de vista cuantitativo fueron los de Freeman (1979, 1981a y b) en insectívoros especializados. En estos animales, se identificaron similitudes estructurales en la forma de los cráneos entre especies convergentes en la alimentación de objetos duros.

### 1.1.1 Los fundamentos del paradigma de correlación forma-función, la ecomorfología y el estudio de los murciélagos

La interacción entre forma y función es considerada hace mucho tiempo como uno de los campos de estudio, análisis intelectual y contemplación más interesantes y desafiante de las ciencias naturales, particularmente por naturalistas, biólogos y anatomistas (Vizcaíno & Bargo 2021). Distintos autores han señalado que, durante los dos últimos siglos, se sentaron las bases conceptuales para el estudio de la variación morfológica y el movimiento de los animales que moldearon las opiniones actuales sobre las relaciones entre forma y función y su relevancia en la biología evolutiva (véase, Padian 1995, Schwenk 2000, Huneman 2006, para una revisión histórica).

Varios autores (Cassini et al. 2021, Kay 2021, Vizcaíno & Bargo 2021 y referencias allí citadas) reconocen al paleontólogo Leonard Burton Radinsky (1937-1985) como uno de los primeros en realizar contribuciones significativas al desarrollo de los estudios de forma-función dentro de la disciplina de la biología, aunque sus publicaciones fueron principalmente en paleobiología. Luego de su muerte, en el año 1987, su libro de texto “La evolución del diseño de los vertebrados” fue publicado gracias a los esfuerzos de Sharon Emerson. En la introducción, Radinsky sentó las bases de lo que llamamos el “paradigma forma-función” al afirmar que: “Existen dos enfoques principales para interpretar el significado funcional de los cambios evolutivos y las formas de vida de las especies extintas: la correlación forma-función y el análisis de diseño biomecánico”. Cassini et al. (2021) resaltan en palabras del propio Radinsky que “La correlación forma-función implica buscar los comportamientos o funciones que se correlacionan con una forma anatómica particular en las especies vivas” (Radinsky 1987: 8), lo que constituye un paso previo a la extrapolación de esta correlación a especies extintas para inferir su función a

partir de su forma. En esta afirmación, donde también se hace presente el “Principio de Correlación de Formas de Cuvier”, se reconocen los fundamentos y procedimientos seguidos en los estudios ecomorfológicos (ver abajo).

Vizcaíno et al. (2016) siguiendo los preceptos de Bock y Von Wahlert (1965) y Plotnick y Baumiller (2000) destacaron la necesidad de una cuidadosa clarificación y separación de conceptos y la definición de términos. En particular, señalan la importante distinción entre función, facultad y rol biológico. La función es lo que hace una característica o cómo funciona; facultad es la combinación de una forma dada y una función particular (el complejo de forma y función) e indica lo que una característica es capaz de hacer en la vida del organismo. El rol biológico, que se corresponde con lo que en términos generales llamamos “hábitos de vida”, indica cómo el organismo usa una facultad durante su vida en su contexto ambiental. Una misma facultad puede tener múltiples roles biológicos; por ejemplo, en los murciélagos, el músculo pectoral forma parte del grupo funcional de aductores del ala durante el proceso descendente del batido, produciendo la potencia (sustentación + propulsión) que le permite la facultad de volar (Bullen & McKenzie 2004, y referencias allí citadas); los roles biológicos de esta facultad incluyen el desplazamiento, o la búsqueda y obtención de comida, entre otros.

Otros autores han propuesto que a partir de tres atributos biológicos básicos se pueden caracterizar los hábitos de vida de los vertebrados actuales y extintos, aplicando un enfoque dentro del paradigma de correlación forma-función: (i) la interacción entre un organismo y su entorno a través de la preferencia de sustrato (el tipo de sustrato donde vive y realiza sus actividades) y uso de sustrato (cómo interactúan con uno o más tipos de sustratos, como locomoción, refugio y obtención de alimento); (ii) el comportamiento alimentario; y (iii) la masa corporal (Polly 2007, Hopkins & Davis 2009, Vizcaíno et al. 2016).

Las herramientas metodológicas comúnmente aplicadas para el estudio de estos rasgos son la morfología funcional, la biomecánica y la ecomorfología. La morfología funcional analiza de qué manera la forma causa, permite o restringe las funciones que puede realizar un organismo. La biomecánica analiza las relaciones entre forma y función de los organismos utilizando los principios de la física y la ingeniería; finalmente, la ecomorfología analiza la variación de forma en relación con el ambiente, la ontogenia y la filogenia (Vizcaíno et al. 2016 y referencias allí citadas).

El advenimiento de la era de las computadoras permitió el acceso a poderosos dispositivos para cuantificar la morfología (e.g., calibres digitales, brazos de medición por coordenadas, escáneres de superficie 3D, tomografía de rayos X, etc.). Además, el desarrollo y la disponibilidad

de *software* estadísticos y morfométricos gratuitos de gran utilidad (e.g., MorphoJ, la familia TPS y la suite R, entre otros; Klingenberg 2011, Rohlf 2015, R Core Team 2022) otorgaron la posibilidad de aplicar una gran diversidad de análisis de última generación en tiempos de computación razonables y muy asequibles. Estos factores enriquecieron positivamente el desarrollo de los estudios en ecomorfología, morfología funcional y biomecánica, especialmente en los países en desarrollo (Cassini et al. 2021).

Los conceptos fundamentales de la ecomorfología fueron formalizados por Van der Klaauw (1948) con el nombre de morfología ecológica, definiéndose como el estudio de las relaciones entre la morfología de un organismo y su ambiente. Su premisa básica implica que la covariación entre los rasgos morfológicos y ambientales en el presente son el resultado de la selección natural y la evolución adaptativa (Wainwright 1991, Wainwright & Reilly 1994, Klingenberg & Ekau 1996). Estos implican la cuantificación de la forma (i.e., tamaño y figura), de caracteres anatómicos en conjunto con diferentes roles biológicos o simplemente variables ecológicas (e.g., comportamentales, ambientales, estacionales). La cuantificación de la forma se puede alcanzar a través de herramientas de morfometría clásica y geométrica. Esta complejidad de variables implica la transformación de datos y la consecuente obtención de matrices con gran cantidad de atributos numéricos, las cuales demandan de un tratamiento estadístico que incluye análisis morfométricos y herramientas de estadística multivariada.

Hoy en día, los estudios ecomorfológicos convergen en el análisis de la variación de la forma de los organismos, buscando relacionar y/o explicar la proporción de la misma atribuida al ambiente y a la historia (ontogenia y filogenia, Cassini et al. 2021). Se reconocen al menos tres tipos de análisis ecomorfológicos: (i) los tendientes a explicar los aspectos funcionales subyacentes en la correlación encontrada entre forma y rol biológico; (ii) la ecomorfología de linajes, que busca interpretar aspectos de la distribución cronológica y filogenética en el morfoespacio generado por los integrantes de un clado o linaje; y (iii) la ecomorfología de comunidades, que pretende caracterizarlas identificando patrones que vinculen rasgos morfológicos con rasgos ecológicos y sus interacciones, de manera independiente de la composición sistemática (Vizcaíno et al. 2016).

Las relaciones entre la variación morfológica y la función son fundamentales para la biología; subyacen a los patrones naturales en la distribución de las especies, diversificación filogenética y especialización morfológica (Swartz et al. 2003). Estas relaciones son el objeto de estudio de la morfología funcional y son explicadas a partir de diferentes herramientas que brindan conocimientos y revelan patrones de correlación entre la morfología y la función u otros parámetros ecológicos. Esta disciplina tiene como objetivo describir la variación de los individuos en función del desempeño y cómo sus limitaciones interactúan con los recursos del ambiente para

modelar los patrones de uso de recursos. En este sentido, se considera que la morfología dicta el desempeño de una especie y limita y restringe su comportamiento; es decir una especie no puede volar más rápido ni comer presas más grandes de lo que le condiciona su anatomía (Vizcaíno et al. 2016). Además, estos patrones de correlación se pueden utilizar para predecir aspectos de la ecología de taxones raros o poco estudiados (en aquellos casos en los que su anatomía está bien descrita o se conservan pocos ejemplares en colecciones de museos; Swartz et al. 2003). Este tema complejo se basa en diversos enfoques conceptuales, que en la mayoría de los casos integran datos de campo, laboratorio y colecciones biológicas, teniendo en cuenta escalas de tiempo tanto ecológicas como evolutivas (Swartz et al. 2003).

Debido a que los murciélagos explotan una amplia gama de ítems alimentarios, considerándose uno de los grupos tróficamente más diverso entre los mamíferos, numerosos estudios se han centrado en describir variaciones en la morfología del cráneo y alas caracterizando grupos tróficos y taxonómicos en función de dietas especializadas y al comportamiento de adquisición y procesamiento de los alimentos (e.g., Freeman 1979, 1981a y b, Dumont 1997, 1999). Principalmente, estos estudios han buscado correlacionar rasgos morfológicos del cráneo y alas consistentes con distintos hábitos alimentarios y estrategias de forrajeo, integrando aspectos ecológicos y morfológicos y aplicando un enfoque ecomorfológico.

### 1.1.2 Ecomorfología y aspectos dietarios, craneomandibulares y locomotores de los murciélagos

Varios estudios han correlacionado morfología craneal y especializaciones tróficas, incluyendo dietas especializadas como la carnívora, frugívora, granívora y nectarívora (e.g., Freeman 1998, 2000; Aguirre et al. 2003; Monteiro & Nogueira 2010). La explosión de la radiación trófica de los murciélagos es particularmente evidente en el Neotrópico, donde confluye una gran diversidad de especies que explotan distintos ítems alimentarios. Algunas dietas, como las insectívoras, se encuentran en una amplia diversidad de familias, tales los casos de Vespertilionidae, Molossidae, Emballonuridae y Natalidae, mientras otras, como las piscívoras, permanecen prácticamente exclusivas de la familia Noctilionidae (especialmente en el caso de *N. leporinus*, pues *N. albiventris* tiene una dieta mayormente basada en insectos acuáticos y un consumo ocasional de peces). Un caso particular lo representan las especies de la familia Phyllostomidae, que explotan una amplia variedad de recursos, con tendencias disímiles hacia la carnivoría, frugivoría, omnivoría, insectivoría, nectarivoría o sanguivoría.

Entre los trabajos que describen la relación de rasgos craneomandibulares, con especializaciones y preferencias dietarias en función a las limitaciones anatómicas con respecto al procesamiento y las propiedades mecánicas de los ítems consumidos, se puede mencionar el de Freeman (1998). Este autor distinguió rasgos característicos de dietas insectívoras, principalmente para especies de las familias Molossidae y Vespertilionidae. En ambas familias se pueden distinguir especies durófagas (e.g., géneros *Eumops* y *Molossus*) que se caracterizan por tener cráneos más robustos y con crestas sagitales más desarrolladas, rostros cortos y anchos, dentarios gruesos y caninos alargados, capaces de procesar ítems alimentarios de exoesqueletos duros, y otras especies que tienen rasgos más gráciles y se alimentan de presas más blandas (e.g., géneros *Lasiurus* y *Myotis*).

Por otro lado, Freeman (1984) describió rasgos relacionados a una dieta carnívora en especies de las familias Phyllostomidae (*Vampyrum spectrum*, *Phyllostomus hastatus*, *Chrotopterus auritus*, *Trachops cirrhosus*) y Megadermatidae (*Megaderma lyra*, *Cardioderma cor*, *Macroderma gigas*), entre los que se mencionan caninos largos, ejes basicraneales inclinados, cajas craneanas grandes y mandíbulas delgadas, relacionados con la inserción de los músculos que aumentan el poder de mordida y la eficacia en la captura de presas grandes y duras.

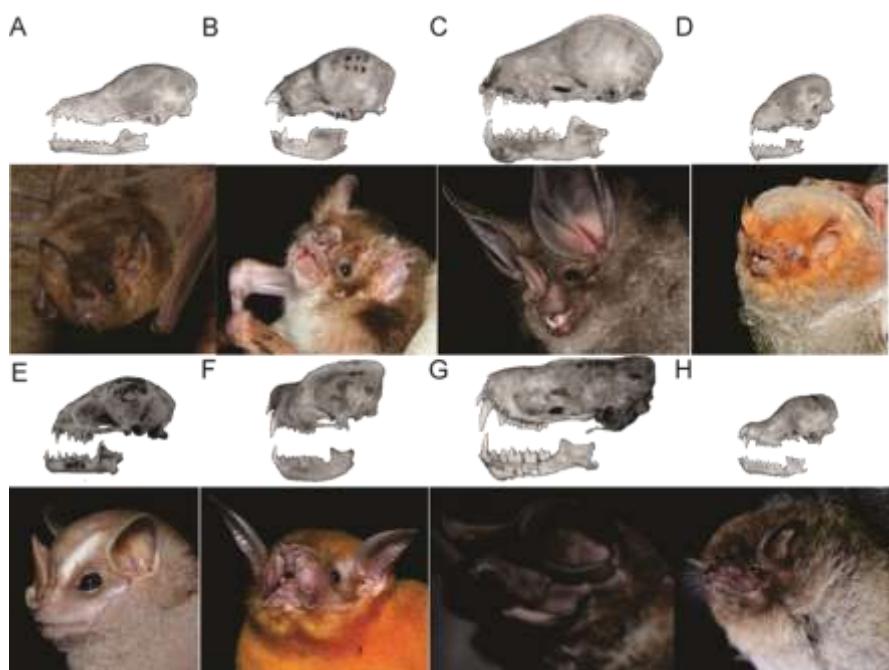
Los murciélagos que incorporan peces en sus dietas, como los de la familia Noctilionidae (i.e., *Noctilio leporinus* y *N. albiventris*), poseen cráneos altos, crestas sagitales muy desarrolladas, rostros cortos y arcos cigomáticos anchos adaptados a masticar presas por períodos prolongados, ya que los peces tienen huesos afilados que podrían ser dañinos si no son meticulosamente procesados antes de ser tragados (Santana & Cheung 2016).

Entre las dietas frugívoras, se encuentran una gran diversidad de adaptaciones en respuesta a diferentes demandas mecánicas de las frutas consumidas; éstas representan una amplia clase de alimentos con características fenotípicas diferentes, que dependen de factores ambientales variables. Nogueira et al. (2005) para especies del género *Chiroderma* y Villalobos-Chaves et al. (2016) para *Centurio senex* describen diferencias con respecto a otros murciélagos filostómidos de hábitos frugívoros, en relación al consumo de semillas. Estos murciélagos se distinguen por tener rasgos craneodentarios vinculados a un mayor desarrollo del músculo masetero (e.g., altura del arco cigomático y desarrollo del brazo del masetero) en correspondencia con su dieta durófaga.

Un hábito dietario extraordinario entre los murciélagos es la sanguivoría, que representa un caso único entre los mamíferos. Existen tres especies de murciélagos vampiros: *Desmodus rotundus*, *Diaemus youngii* y *Diphylla ecaudata* (Phyllostomidae), que cumplen con todos sus requerimientos nutritivos a partir del consumo de sangre. Debido a esta particular dieta, estos

murciélagos poseen especializaciones en su anatomía craneodentaria, como muelas pequeñas no oclusivas y grandes caninos e incisivos desarrollados en forma de cuchillas (Davis et al. 2010).

Las adaptaciones de los cráneos de murciélagos nectarívoros fueron estudiadas por Freeman (1988), que reconoce para este grupo, entre otras características, dientes poscaninos reducidos y rostros alargados y angostos (e.g., *Glossophaga soricina*) que parecen haber coevolucionado con las formas de las flores de las cuales se alimentan y la reducción de la musculatura mandibular en función a las menores demandas de masticación (Fig. 1.1).



**Figura 1.1.** Ejemplos de diversidad de cráneos en murciélagos. A, *Glossophaga* (nectarívooro); B, *Desmodus* (sanguívoro); C, *Chrotopterus* (carnívoro); D, *Lasiurus* (insectívoro); E, *Chiroderma* (frugívoro); F, *Noctilio* (pescador); G, *Eumops* (insectívoro); H, *Myotis* (insectívoro).

La diversidad morfológica de alas presentes en los murciélagos revela asociaciones con distintas estrategias de forrajeo. Los tipos de vuelos permiten que las especies utilicen diferentes tipos de hábitats o recursos alimentarios. La significancia funcional de la anatomía de las alas fue objeto de numerosos estudios ecomorfológicos, dentro de los cuales se encuentra el trabajo pionero de Vaughan (1966), donde se describe que las especies de murciélagos molósidos más grandes poseen vuelos veloces que les permiten explorar áreas abiertas de vegetación baja, en comparación con otras más pequeñas que poseen vuelos maniobrables y que pueden capturar presas en el estrato alto y con presencia de obstáculos. Más recientemente se destacan los trabajos de Gaudioso et al. (2017, 2020, 2022) donde descripciones de la anatomía comparada del esqueleto de las alas son relacionadas con adaptaciones al vuelo de diversas especies. Otros estudios, han aplicado aspectos

teóricos de la anatomía funcional del vuelo a la innovación de diseños de aeronáutica modernos como el de Jiakun et al. (2021).

Las adaptaciones morfológicas también pueden ocurrir de manera intraespecífica, respondiendo a aspectos relacionados con cambios ontogenéticos, sexuales o de demandas en la explotación de diversos hábitats. Existen estudios como el de Hedrik (2021), que describe morfologías dispares en cráneos del murciélago frugívoro *Artibeus lituratus* (Phyllostomidae), principalmente relacionadas al tamaño y forma de los arcos cigomáticos y caja craneana dentro de su amplia distribución geográfica. Otro ejemplo es el trabajo de Camargo y de Oliveira (2012), que describe diferencias en la morfología de las alas del murciélago frugívoro *Sturnira lilium* (Phyllostomidae) en función al sexo y las demandas por parte de las hembras para transportar las crías durante la gestación, que resultan en un aumento de las áreas alares como un mecanismo de compensación (reduciendo la carga alar y los costos energéticos del peso de la cría).

Los enfoques ecomorfológicos que exploran variaciones interespecífica en murciélagos se encuentran, en gran parte, en estudios como el de Aguirre et al. (2002), quienes analizaron la variación morfológica de rasgos cráneo-mandibulares asociados a la fuerza de masticación y explotación de distintos recursos alimentarios en especies de un ensamble de Bolivia, bajo el supuesto de que la condición de simpatría por parte de las especies que explotan un recurso de manera similar requiere de la diferenciación de nichos tróficos. Estos aspectos también han sido estudiados en relación a parámetros aerodinámicos, como por ejemplo en Tavares (2013) para ensambles de murciélagos filostómidos dentro de un parque en Brasil, donde se observó que la composición específica de cada grupo estaba influenciada por las características de los ambientes, como consecuencia de limitaciones en la selección de hábitat de forrajeo por parte de las especies, principalmente en función a variables de carga alar y formas de las alas. Finalmente, Ranivo y Goodman (2007) describieron y compararon tres grupos de murciélagos en distintas zonas de Madagascar a través de diferencias observadas dentro de los morfoespacios ocupados y diversos grados de superposición entre las especies.

### 1.1.3 Ecomorfología de los murciélagos de Argentina

Argentina es un país caracterizado por su extensa superficie, donde confluyen diferentes condiciones ambientales que son reflejadas en una heterogeneidad de regiones con características paisajísticas particulares. En este territorio habita una diversidad de murciélagos que comprende 69 especies pertenecientes a cinco familias: Emballonuridae, Noctilionidae, Phyllostomidae,

Molossidae y Vespertilionidae (Barquez et al. 2020, Montani et al. 2021, Novaes et al. 2022). Esta quiropterofauna se encuentra concentrada en el norte del país, disminuyendo la riqueza de norte a sur y correspondiendo en muchos casos a los límites de distribución austral de diferentes taxones (Sandoval et al. 2021). En conjunto, esta situación representa un escenario propicio para estudiar las adaptaciones y hábitos de vida en diferentes condiciones ambientales; en este sentido, la ecomorfología brinda herramientas para explorar patrones de cambios morfológicos en función de las demandas bajo diferentes contextos ambientales.

En Argentina, este enfoque es relativamente reciente y se aplicó principalmente a estudios que indagaron diferencias ecológicas en especies de murciélagos, relacionadas a aspectos tróficos consistentes con la segregación de especies en un espacio morfológico y diferentes aspectos filogenéticos y geográficos. Giménez y Giannini (2011, 2016a) describieron patrones ecomorfológicos utilizando la morfología craneodentaria para especies de murciélagos insectívoros de la familia Vespertilionidae (*Lasiurus*, n= 4 spp.) y Molossidae (*Tadarida*, *Molossus*, *Promops*, *Nyctinomops*, *Molossops*, *Cynomops* y *Eumops*, n= 18 spp.), que ocurren en Argentina. Estos autores utilizaron análisis multivariados para caracterizar la variación morfológica y la comparación filogenética interespecífica, dentro de un morfoespacio funcional. Para los lasiurinos se destaca la influencia del tamaño en la segregación de las especies vinculadas con aspectos de la masticación, principalmente a aquellos relacionados a los músculos que ejercen fuerzas en la abertura y cierre de la mandíbula en diferentes condiciones de simpatría y alopatría. Para los molósidos, además de las variables craneodentarias, relacionaron los tamaños corporales y la selección de presas por las especies, en conjunto a otros factores importantes en el comportamiento de forrajeo, como la ecolocalización y el vuelo. En este grupo, la variación morfológica se encontró determinada principalmente por la historia evolutiva de la familia y los principales eventos de expansión de las especies grandes y pequeñas. Estos hallazgos sugieren que los efectos conjuntos de la historia, tamaño y morfología funcional impulsaron la evolución y facilitaron la coexistencia de especies relacionadas y/o similares.

A nivel de ensambles, Giménez y Giannini (2017) analizaron la estructura comunitaria de murciélagos patagónicos insectívoros (vespertiliónidos y molósidos) utilizando morfología craneodentaria, medidas aerodinámicas y caracteres corporales externos. A través de análisis multivariados describieron la segregación de las especies en función de la variación explicada por aspectos morfológicos y filogenéticos dentro de un morfoespacio funcional. Sus resultados indican que las especies se segregan en el morfoespacio por tamaño y morfología, lo que podría estar relacionado con diferencias en la selección de presas y estilos de vuelo. También demostraron el impacto de los eventos cladogenéticos de la historia evolutiva de este ensamble, que resultaron en

eventos de especiación para especies endémicas y que se han adaptado a las condiciones extremas de esta región.

Para murciélagos vespertiliónidos, Giménez y Giannini (2016b), describieron y compararon la estructura morfológica dentro de ensambles de distinta riqueza específica en diferentes regiones, calculando el patrón y grado de solapamiento entre especies en relación a cambios en la morfología de los cráneos y su relación con aspectos filogenéticos y biogeográficos. Los análisis ecomorfológicos mostraron que en la Patagonia el ensamble se caracteriza por tener menos riqueza específica ( $S= 5$ ) en relación a otros no-patagónicos ( $S= 19$ ), pero que ambos poseen una estructura ecomorfológica similar. A pesar de esto, el grado de solapamiento de las especies patagónicas fue comparativamente más bajo y se explicó en relación al, probablemente, limitado efecto de dispersión morfológica en una región hostil para la supervivencia de los murciélagos. Además, infirieron que el origen de este ensamble estuvo influenciado por poblaciones de las regiones vecinas que sufrieron un evento de especiación por vicarianza y determinaron que los patrones morfológicos se explicaran en función de la historia evolutiva de la familia.

En un contexto más general, Sánchez y Carrizo (2021), analizaron la forma alar, descripta por parámetros aerodinámicos y los hábitos ecológicos de cuatro familias de murciélagos que habitan en Argentina (Noctilionidae [1 sp.], Phyllostomidae [15 spp.], Vespertilionidae [10 spp.], Molossidae [11 spp.]). Estos autores, utilizaron categorías de gremios tróficos, índices aerodinámicos y medidas de los huesos del ala en análisis multivariados que mostraron que la segregación de las especies en el morfoespacio se explica en parte por una fuerte covariación con los hábitos ecológicos y los aspectos filogenéticos entre los linajes, reflejando diferentes grados de especialización de vuelos y estrategias de forrajeo (variables aerodinámicas). En particular, los molósidos y lasiurinos se mostraron cercanos en el morfoespacio, infiriéndose patrones de funcionamiento convergentes.

En esta tesis se indaga sobre la covariación de aspectos relacionados al aparato masticatorio en una de las especies más abundantes y conocidas de Argentina, *Sturnira lilium*. Los hallazgos obtenidos no solo brindan evidencias de la aplicación de los estudios ecomorfológicos a nivel intraespecífico, sino que también aportan información útil sobre los aspectos dietarios de esta especie y los rasgos anatómicos asociados a sus estrategias de alimentación a lo largo de su distribución. Seguidamente, se explora la estrecha relación entre los hábitos de forrajeo y el consumo diferencial de ítems alimentarios; si bien existen estudios previos similares, hasta el momento no se contaban con antecedentes para ensambles integrados por murciélagos insectívoros aplicando métodos de morfometría geométrica en Argentina. Finalmente, se amplía el conocimiento de los aspectos ecomorfológicos de los murciélagos de Argentina a través del

estudio de la estructura de ensambles conocidos, con distinta diversidad sistemática, para siete sitios pertenecientes a diferentes ecorregiones del Nordeste de Argentina (una de las regiones con mayor diversidad de murciélagos del país).

## 1.2 Sumario de los capítulos

A lo largo de los capítulos se realiza una integración de la información ecológica disponible con datos anatómico-funcionales del aparato masticatorio y alas de los murciélagos, a distintos niveles de organización biológica y escalas espaciales, en relación a diferentes hábitos alimentarios. Esta aproximación ecomorfológica incluyó la revisión de especímenes de murciélagos en diferentes colecciones nacionales y del extranjero e información dietaria, que fue complementada con estudios y observaciones en campo.

Se definieron 37 medidas lineales craneomandibulares (23 de cráneo y 14 de mandíbula), 19 *landmarks* y 21 *semilandmarks* de alas y se calcularon parámetros aerodinámicos orientados a captar información relevante en función a la adquisición y procesamiento de los distintos ítems alimentarios. Las variables morfológicas se tomaron y analizaron a través de técnicas de morfometría clásica y geométrica.

Los datos obtenidos fueron tratados y correlacionados con datos dietarios y ambientales utilizando diversos métodos de estadística multivariada. Los análisis se interpretaron de acuerdo a predicciones basadas tanto en las demandas funcionales de los diferentes ítems consumidos, como de las condiciones y composición de los diferentes ambientes estudiados, respondiendo a las hipótesis planteadas dentro de cada capítulo.

En el Capítulo 1 se resumen los aspectos generales de la radiación de los quirópteros, se presenta el marco teórico del paradigma de correlación forma-función sobre la que se sustenta la aproximación ecomorfológica empleada en el estudio de la relación entre la anatomía craneomandibular y alar de los murciélagos en relación con la dieta y los hábitos de forrajeo, respectivamente. Se introducen los antecedentes generales que luego serán profundizados en cada capítulo particular.

En el Capítulo 2, se describe la morfología cuantitativa del aparato masticatorio de *Sturnira lilium*. El objetivo de este capítulo fue analizar y mostrar la variación intraespecífica e identificar las características morfológicas cráneo-mandibulares relacionadas con la dieta de este taxón, uno de los murciélagos frugívoros más abundantes y ampliamente conocidos y su variación geográfica a lo largo de la mayor parte de su distribución.

En el Capítulo 3, se estudiaron las estrategias de vuelo vinculadas a la insectívora en los murciélagos molósidos de un ensamble en el NE de Corrientes. El objetivo de este capítulo fue

describir variaciones en los rasgos alares relacionados a la búsqueda del alimento y diferentes especializaciones dietarias. Los cálculos de diferentes índices y el uso de análisis de morfometría geométrica reflejaron rasgos y propiedades aerodinámicas vinculadas a distintos tipos de vuelo, que permitieron interpretar el uso diferencial del hábitat aéreo por parte de especies en simpatría.

En el Capítulo 4, se presenta un análisis de ecomorfología de comunidades de murciélagos pertenecientes a siete ensambles del NE de Argentina. El objetivo fue estudiar la variación interespecífica e integración de datos de la morfología de los aparatos masticatorios y comportamientos dietarios en función al uso de los recursos alimentarios. Los análisis permitieron, por un lado, caracterizar a los gremios tróficos de acuerdo a variaciones de los rasgos craneomandibulares, teniendo en cuenta sus relaciones filogenéticas; y, por el otro, relacionar la estructura de los morfoespacios expresadas en grados de solapamiento/segregación entre gremios, con las condiciones ambientales de las ecorregiones estudiadas.

En el Capítulo 5, se presentan las conclusiones generales y consideraciones finales, a partir de la integración de los hallazgos obtenidos en los capítulos 2 al 4.

### 1.3 Objetivo general

Estudiar la variación morfológica en función de distintos hábitos alimentarios en diferentes especies de quirópteros, principalmente en caracteres cuantitativos relacionados con el aparato masticatorio y locomotor, a distintos niveles de organización biológica y escalas espaciales.

### 1.4 Hipótesis general

El ambiente que ocupa un ensamblaje y el uso diferencial del recurso alimentario que hace cada especie tienen correlatos en la variación morfológica craneomandibular y alar explicadas por las características biomecánicas de los ítems alimentarios consumidos y a las estrategias de forrajeo empleadas en diferentes tipos de ambientes.

## CAPÍTULO 2. Relación dieta aparato masticatorio en el murciélagos frugívoro *Sturnira lilium* (Stenodermatinae, Phyllostomidae)

---

*Los murciélagos frugívoros; plantas quiropterócoras; tipos de frutos; especialización dietaria en Sturnira lilium; morfología craneodenital; morfología funcional y frugivoría; variación intraespecífica y distribución geográfica; ecorregiones y adaptaciones morfológicas.*

### 2.1 Introducción

En el mundo existen aproximadamente 250 especies de murciélagos frugívoros, que dependen en forma parcial o total de frutas como fuente alimentaria, repartidos principalmente dentro de dos familias: Pteropodidae (Yinpterochiroptera) y Phyllostomidae (Yangochiroptera) (Fleming 1982, Fleming et al. 2020).

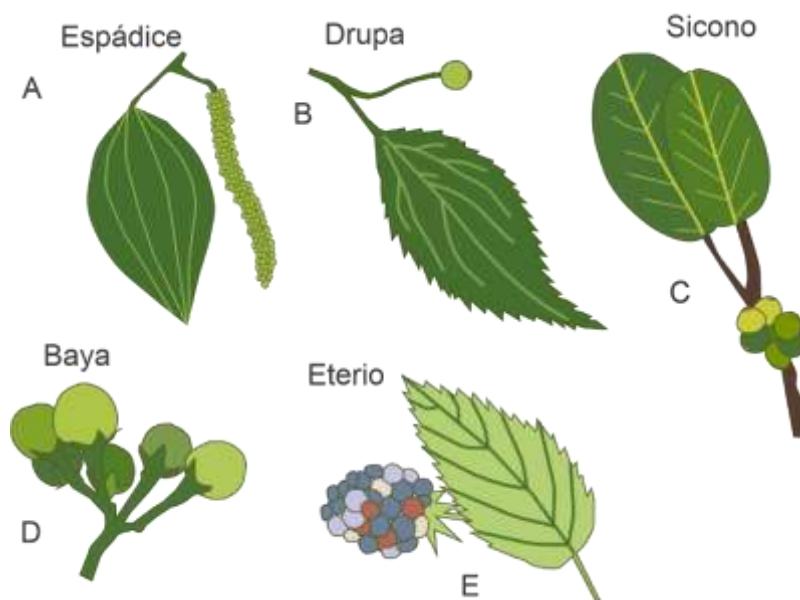
En el Neotrópico, los filostómidos constituyen el grupo más diverso, con seis subfamilias, 45 géneros y casi 150 especies sólo en América del Sur (e.g., Solari et al. 2019). Aunque exhiben una gran radiación morfológica y ecológica (Freeman 2000), más de un tercio de sus especies pertenecen a un clado de murciélagos frugívoros (la subfamilia Stenodermatinae) que resultaron de un rápido proceso de especiación (Dumont et al. 2011).

Los filostómidos se caracterizan por la presencia de un apéndice cutáneo, de tamaño y forma variable, localizado en el extremo anterior de la nariz, conocido como hoja nasal. De acuerdo con algunos autores, esta estructura podría ser utilizada para ecolocalizar y orientarse en la búsqueda de frutos durante las actividades de forrajeo (Leiser-Miller & Santana 2020). Estos vuelos incluyen trayectos desde sus refugios a los sitios de búsqueda de frutas (donde se desplazan entre las plantas de las cuales se alimentan) y el camino de regreso a sus refugios, donde consumen las frutas conseguidas. A veces, estos recorridos implican distancias de unos pocos metros hasta un kilómetro o más (revisado por González 1998). Muchas veces, estos vuelos tienen como consecuencia la dispersión de semillas a través del traslado de frutos o su eliminación mediante las heces, conocida como quiropterocoria.

Las frutas consumidas por murciélagos tienen una serie de rasgos morfológicos y nutricionales que las distinguen de otras dispersadas por otros vertebrados frugívoros (e.g., aves y primates) y reflejan una historia evolutiva relativamente larga de interacciones entre plantas y murciélagos (ver Saldaña-Vázquez & Fleming 2020). Estos rasgos frecuentemente incluyen la flagelocoria, (i.e., las plantas exponen los frutos colgando distantes a sus hojas), fuerte olor de

maduración nocturna, coloración verde o blanquecina, altos contenidos de pulpa, tamaños pequeños y numerosas semillas de dimensiones reducidas (ver Kalko & Codon 1998; Fig. 2.1). En general, este tipo de frutas son producidas por árboles de dosel, arbustos o epífitas, que frecuentemente crecen en las primeras etapas de la sucesión vegetal de los bosques, por lo cual los murciélagos frugívoros prestan importantes servicios ecosistémicos en el mantenimiento y dinámica de los ecosistemas naturales terrestres tropicales y subtropicales en los que habitan (Muscarella & Fleming 2007, Lobova et al. 2009). Numerosos caracteres de las plantas y tipos de frutos son importantes e influyen en su elección por parte de las especies frugívoras, entre las que se encuentran características morfológicas (especialmente el tamaño y color), así como también la maduración, disposición, cantidad y accesibilidad (Gautier-Hion et al. 1985, Vasconcellos-Neto et al. 2009). La abundancia y la posición de los frutos influyen en la visibilidad y los costos de forrajeo de frugivoría y afectan la probabilidad de que una planta sea visitada (Denslow et al. 1986).

En una revisión de los hábitos dietarios de murciélagos frugívoros se ha señalado que la mayoría de las especies de filostómidos se alimentan de frutas de distintas familias de plantas, pero se asocian más frecuentemente a un consumo de aquellas pertenecientes a las familias Solanaceae, Moraceae, Myrtaceae, Piperaceae y Clusiaceae (Saldaña-Vázquez & Fleming 2020). Las especies de *Carollia*, por ejemplo, exhiben una fuerte preferencia por los frutos de *Piper* (Piperaceae), los cuales constituyen hasta el 60% de su dieta (Saldaña-Vázquez et al. 2013). Por otro lado, miembros de la subfamilia Stenodermatinae exhiben una dicotomía en sus preferencias de frutas: alrededor del 55% de la dieta de *Sturnira* proviene de los frutos de *Solanum* (Solanaceae), mientras que alrededor del 67% de la dieta de *Artibeus* se basa en frutos de *Ficus* (Moraceae) y *Cecropia* (Urticaceae) (Saldaña-Vázquez et al. 2013).



**Figura 2.1.** Ejemplos de tipos de frutas consumidas por murciélagos frugívoros. A, espádice (e.g., *Piper*); B, drupa (e.g., *Celtis*); C, sicono (e.g., *Ficus*); D, baya (e.g., *Solanum*); E, eterio (e.g., *Morus*).

### 2.1.1 Ecomorfología y frugivoría en murciélagos

La disparidad morfológica de los murciélagos frugívoros está asociada con una diversidad de rasgos anatómicos funcionales que pueden reflejar una respuesta a sus ambientes y diversas interacciones. Estos rasgos se encuentran estrechamente relacionados con la fuerza de mordida, manipulación de los alimentos y comportamiento forrajeo (Schondube et al. 2001, Dumont 2003, Santana & Dumont 2009), muchos de los cuales muestran distinciones que se correlacionan con la variación y preferencia dietaria. El estudio de los hábitos tróficos implica caracterizar la diversidad y densidad de los recursos alimentarios (i.e., la disponibilidad y accesibilidad de los ítems), además de considerar la capacidad de los murciélagos para consumir y obtener nutrientes de estos recursos (i.e., su comportamiento de forrajeo) (Jara-Servín et al. 2017, Jordano 2000, Schondube et al. 2001).

Las relaciones entre dieta y morfología craneodentaria en murciélagos frugívoros ha sido objeto de numerosos trabajos, incluyendo aspectos relacionados al reparto de recursos alimentarios entre especies que explotan las mismas o similares frutas espacio-temporalmente, implicancias filogenéticas, ontogenéticas y comportamentales (e.g., Aguirre et al. 2003; Dumont 2003, 2005; Swartz et al. 2003). Muchos de estos estudios, se han centrado en la caracterización de la morfología cráneomandibular en relación a las demandas biomecánicas requeridas para el procesamiento de los diferentes ítems alimentarios.

Las frutas consumidas por los murciélagos varían en dureza, tamaño y forma (e.g., los frutos de *Ficus*, se consideran relativamente duros mientras que los de *Piper* blandos). Algunos estudios han indicado que, las especies que consumen frutos duros divergen en rasgos morfológicos, como la robustez de la mandíbula, de los que ingieren frutos blandos (Dumont 1999, 2003; Nogueira et al. 2005). Estos trabajos muestran que existen diferencias en los hábitos alimentarios, también relacionados al hábitat donde se encuentran las especies. Más recientemente, se ha vinculado la heterogeneidad morfológica en especies pertenecientes a un mismo género, evidenciando que también se pueden presentar variaciones intraespecíficas, en relación a variaciones en el rango de distribución y diferencias respecto a las condiciones ambientales presentes (Hedrick 2021).

### 2.1.2 Aspectos dietarios de *Sturnira lilium*

El género *Sturnira* Gray, 1842, comprende dos subgéneros (*Sturnira* y *Corvira*) y más de 20 especies, siendo uno de los más diversos y de amplia distribución entre los murciélagos estenodermátinos (Simmons 2005, Díaz et al. 2021, Simmons & Cirranello 2022). En el Neotrópico, los límites de distribución para sus especies no son todavía bien conocidos, en parte como resultado de los interrogantes taxonómicos que aún persisten (Velazco & Patterson 2013, 2014, 2019).

Una de las especies más abundantes y ampliamente distribuidas del género es el murciélagos frutero común (Fig. 2.2), *Sturnira lilium* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1810), que se distribuye por el este y sur de Brasil, Paraguay y norte de Argentina (Velazco et al. 2013). Este murciélagos tiene un tamaño mediano (longitud total, 62 a 65 mm; longitud del antebrazo, 36,6 a 45,0 mm) y se caracteriza por su cráneo moderadamente alto, con cresta sagital desarrollada y rostro alargado (Barquez et al. 1999). Habita en una gran variedad de ambientes que incluyen áreas boscosas húmedas y regiones secas, en general formando colonias de cinco a 10 individuos caracterizadas por la presencia de pocos machos y muchas hembras. Sus refugios frecuentemente son huecos de árboles cercanos a arroyos u otros ecosistemas acuáticos naturales, pero también pueden estar presentes en áreas cultivadas, zonas urbanas y periurbanas (Barquez et al. 2020).

A lo largo de su distribución, se ha documentado la dieta de esta especie para distintas regiones. En Argentina los primeros reportes fueron los trabajos de Autino y Barquez (1994) y Giannini (1999) para las Yungas. En ambos los datos de dieta fueron obtenidos para sitios en los cuales *Sturnira lilium* habita en simpatría con otra especie similar, *S. erythromos*, donde además

se caracterizan patrones reproductivos y fenológicos en función a aspectos dietarios. Otro trabajo en la región es el de Iudica y Bonaccorso (1997), que experimentó con la influencia de la ingestión de frutas y efectos de la germinación de semillas de *Solanum riparium*, resaltando la importancia de la especie como agente dispersor. Más tarde Sánchez y Dos Santos (2015) evaluaron el cambio de uso de frutos consumidos por ambas especies en función de la disponibilidad de plantas entre sitios a diferentes latitudes, encontrando variaciones en la composición dietaria dentro de un gradiente espacial.

La dieta de *S. lilium* también fue estudiada a nivel de ensambles, describiendo la variación de consumo de frutas en coexistencia con otros murciélagos frugívoros en relación a variables estacionales y comparando ambientes diferentes entre las regiones de Yungas y Paranaense (Sánchez et al. 2012a y b). Estos trabajos señalan el consumo diferido por las especies de murciélagos en relación a patrones de diversidad y densidad de frutas en sitios con diferentes condiciones ambientales, presentándose la elección de las frutas preferidas en correspondencia con rasgos considerados como característicos de las plantas quiropterócoras y el síndrome de dispersión de semillas (ver, Van der Pijl 1972, Lobova et al. 2009).

En Brasil, existen numerosos registros de la dieta de *Sturnira lilium*, ya sea en trabajos puntuales para la especie o en estudios a una escala de ensambles multiespecíficos. Estos reportes incluyen desde estudios específicos del uso de determinados taxones vegetales al análisis de la partición de recursos alimentarios en ensambles de diversos sitios [e.g., Bosques costeros de *Serra do Mar* (Marinho-Filho 1991; Passos et al. 2003; Mello et al. 2008; Carvalho et al. 2009a y b; Paulino-Neto et al. 2014), Bosques del interior de Bahía (Aguilar & Marinho-Filho 2007, Tavares et al. 2007, Mello et al. 2014), Cerrado (de Carvalho 2008, Silveira et al. 2011, Muylaert et al. 2014) y Paranaense (Muller & dos Reis 1992, Mikich 2002, Pinto & Ortencio Filho 2006, de Lima Faustino et al. 2020, Jacomassa et al. 2021)].

En Paraguay, Stevens y Amarilla-Stevens (2021), examinaron patrones de superposición en la dieta de murciélagos filostómidos para la región Paranaense en relación a diferencias geográficas y estacionales en diferentes sitios, donde encontraron uniformidad en el consumo generalista de especies vegetales de acuerdo a la disponibilidad estacional de frutas. En un contexto general, para murciélagos frugívoros del Neotrópico, Sánchez y Giannini (2018) han relacionado la estructura trófica de ensambles multiespecíficos y su filogenia, evaluando los mecanismos evolutivos implicados en la partición de recursos. En el trabajo, señalan que las interacciones murciélagos planta en el Neotrópico muestran una consistencia y estabilidad en el consumo de los taxones de plantas desde al menos hace 15 millones de años.

En este capítulo se realiza una búsqueda de posibles tendencias divergentes en los rasgos de la morfología del aparato masticatorio de *Sturnira lilium*. Los objetivos de este capítulo son los siguientes: (i) identificar características morfológicas cráneo-mandibulares relacionadas a su dieta frugívora, y; (ii) analizar la variación intraespecífica en distintas ecorregiones de su distribución. Globalmente, se propone examinar la siguiente hipótesis: los rasgos de la morfología del aparato masticatorio de *S. lilium* reflejan diferencias en la composición dietaria dentro de su distribución geográfica, relacionadas a las propiedades mecánicas de las frutas y la ecorregión donde se encuentra.



**Figura 2.2.** Murciélagos frutero común, *Sturnira lilium*.

## 2.2 Materiales y métodos

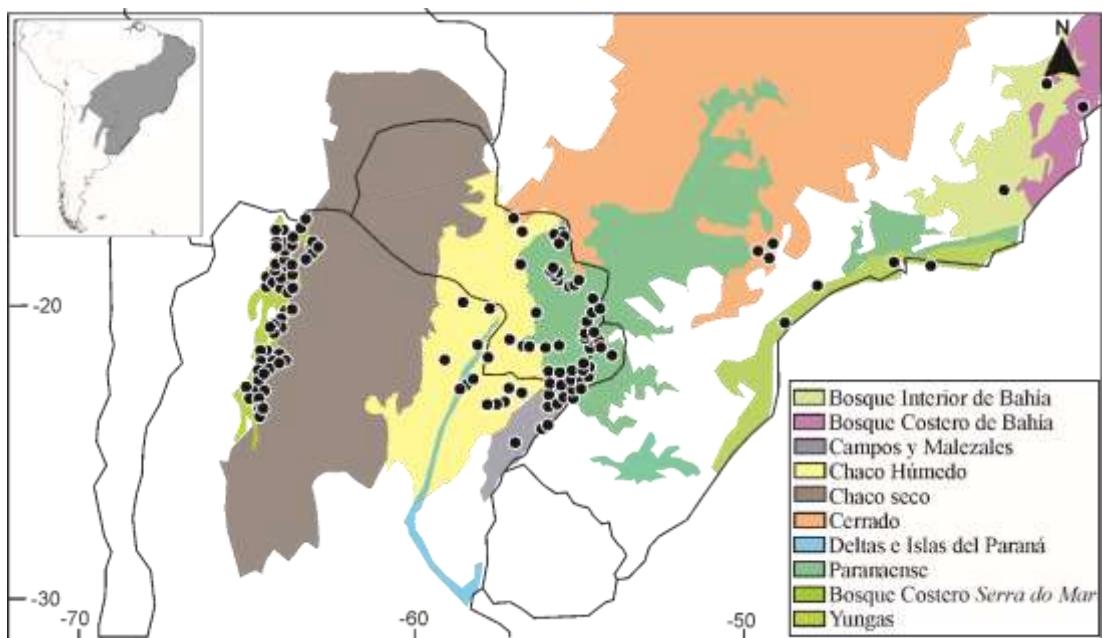
### 2.2.1 Región de estudio

El área de estudio comprende toda la distribución conocida para *Sturnira lilium* en Argentina y Paraguay, junto con una pequeña porción en el extremo sudeste de Brasil (Fig. 2.3). Esto incluye gran parte de su extensión en el cono sur de América del Sur, caracterizada por presentar un mosaico de ambientes que se encuentran en su mayor parte dentro del gran macro hábitat de tierras secas y en menor proporción de bosques mesofíticos (Mares 1992). Diversas ecorregiones, con gran variedad de condiciones topográficas y climáticas confluyen en estos ambientes, incluyendo selvas, sabanas, montes, bosques costeros, lluviosos y secos (para más información de las características climáticas de cada ecorregión ver Olson et al. 2001, *RESOLVE Biodiversity and Wildlife Solution* en <https://ecoregions.appspot.com/>).

### 2.2.2 Colecciones y especímenes revisados

Estudiamos la morfología del cráneo de *Sturnira lilium* en 433 especímenes adultos procedentes de Argentina (273), Brasil (12) y Paraguay (148). Las localidades de colecta de estos ejemplares pertenecen a las siguientes regiones: Bosque Costero de Bahía (1), Bosque Interior de Bahía (2), Bosque Costero *Serra do Mar* (4), Campos y Malezales (29), Chaco Húmedo (51), Chaco Seco (5), Cerrado (16), Delta e Islas del Paraná (3), Paranaense (182) y Yungas (128) (Fig. 2.3 y Apéndice 2.1).

Los especímenes se encuentran depositados en tres colecciones de Argentina y 2 del extranjero: Colección de Mamíferos de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina (CML); Colección de Mamíferos de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad del Nordeste, Corrientes, Argentina (CM-FaCENA); Colección Nacional de Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires (MACN-Ma); Museu Nacional, Río de Janeiro, Río de Janeiro, Brasil (MN) y Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, San Lorenzo, Paraguay (MNHNP). La procedencia de los especímenes cubre toda la distribución conocida para Argentina y sureste del Paraguay; para el caso de Brasil incluye registros puntuales del sureste.



**Figura 2.3.** Mapa de puntos de distribución de los especímenes de *Sturnira lilium* estudiados. Referencias: en colores, se señalan las distintas regiones de ocurrencia. Margen izquierdo superior, detalle de mapa con la distribución total de la especie.

### 2.2.3 Datos morfométricos craneomandibulares

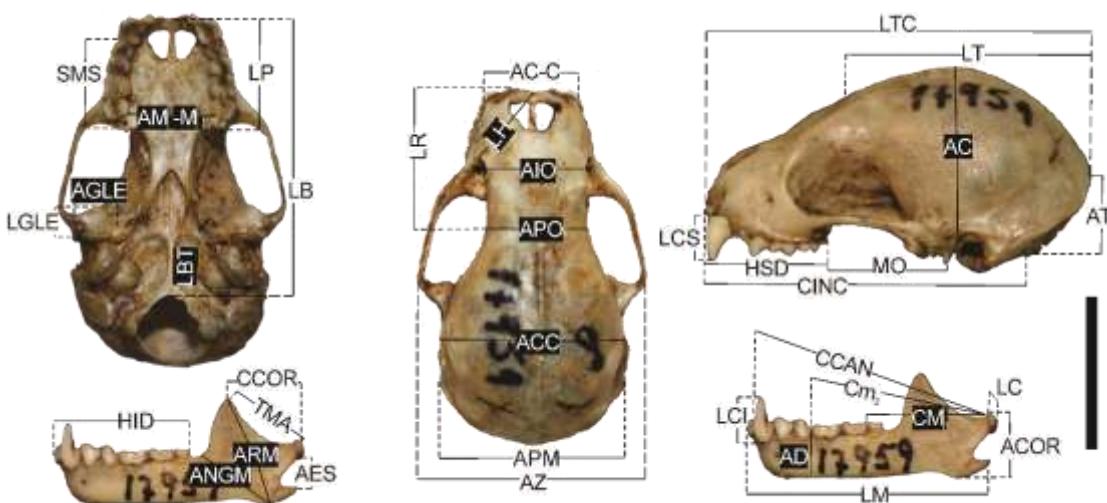
Se tomaron 37 medidas lineales, 23 del cráneo y 14 de la mandíbula sobre especímenes adultos (Fig. 2.4). Este conjunto de medidas estuvo orientado a abordar rasgos funcionales que brinden información sobre el procesamiento y adquisición de los ítems alimentarios (e.g. largo, ancho y alto de varios rasgos anatómicos) (seleccionadas y modificadas de Nogueira et. al. 2005 y Giménez & Giannini 2016a). Las medidas se encuentran principalmente relacionadas a aspectos de la articulación cráneo-mandibular y al desarrollo y brazos de palanca de los principales músculos aductores de la mandíbula (i.e., masetero y temporal). Todas las medidas se describen y definen a continuación:

**Cráneo:** largo total del cráneo (LTC), tomada desde el borde posterior de los supraoccipitales hasta el extremo anterior de los nasales; largo del rostro (LR), longitud desde el hueso premaxilar hasta el extremo posterior de la sutura frontonasal; hilera superior de dientes (HSD), longitud desde el borde alveolar del incisivo hasta el borde alveolar posterior del  $M^3$ ; largo del hocico (LH), desde el extremo posterior del lacrimal hasta el punto más anterior del hueso premaxilar; largo del canino superior (LCS), mayor longitud desde el punto inmediatamente dorsal al cíngulo hasta el final del diente; altura temporal (AT), longitud desde el cóndilo occipital hasta la protuberancia occipital externa; altura del cráneo (AC) longitud desde el borde posterior del proceso postglenoideo hasta el extremo superior de la caja craneana, incluyendo la cresta sagital;

largo del paladar (LP), desde el borde posterior del paladar duro hasta el borde anterior del hueso premaxilar; largo del temporal (LT), longitud desde la protuberancia occipital externa hasta el extremo posterior de la sutura frontonasal; origen del masetero (MO), longitud desde el proceso posglenoideo hasta el extremo anterior de la cicatriz muscular, en el área de unión del cigomático con el maxilar; ancho entre molares superiores (AM<sup>3</sup>-M<sup>3</sup>), ancho entre los bordes exteriores de los M<sup>3</sup>; largo bula timpánica (LBT), longitud antero posterior de la bula timpánica; ancho de la región mastoidea (APM), mayor amplitud entre los procesos mastoides; largo cóndilo incisivo (CINC), longitud desde el cóndilo occipital hasta el punto más anterior de los incisivos superiores; largo basal (LB), longitud desde el margen posterior de los cóndilos occipitales hasta el borde posterior del alvéolo de los incisivos; ancho entre caninos (AC-C), ancho entre los bordes externos de los caninos superiores; ancho interorbital (AIO), ancho a través del rostro en las protuberancias cercanas a los canales lagrimales; ancho postorbital (APO), anchura dorsal en la parte más constreñida del cráneo; ancho de caja craneana (ACC), distancia mayor de la caja craneana, típicamente entre los escamosos; ancho cigomático (AZ), distancia mayor entre los bordes más externos de los arcos cigomáticos; largo de la serie molar superior (SMS), distancia mayor entre el margen anterior y posterior de los alvéolos de los PM<sup>1</sup> y M<sup>3</sup>, respectivamente, largo fosa glenoidea (LGLE), longitud anterior-posterior de la fosa desde la mitad de la cara del proceso posglenoideo hasta el borde más anterior de la fosa; ancho de fosa glenoidea (AGLE), mayor ancho lateral-medial de la fosa.

**Mandíbula:** largo de la hilera inferior de dientes (HID), longitud desde el borde alveolar posterior del M<sub>3</sub> hasta el borde alveolar anterior de C<sub>1</sub>; largo de la mandíbula (LM), distancia entre el margen medial del alvéolo del incisivo inferior y el proceso condilar; altura del dentario (AD), alto de la rama alveolar del dentario en la base del protocónido de M<sub>2</sub> tomado en la cara lateral; altura del coronoides (ACOR), longitud desde el borde inferior del ángulo mandibular hasta la punta de la coronoides; amplitud del ángulo mandibular (ANGM), longitud desde la fosa retromolar, en el extremo caudal del M<sub>3</sub>, hasta el borde posterior del proceso angular; alto de la rama mandibular (ARM), longitud desde el borde superior del coronoides articular hasta el borde inferior del ángulo mandibular; largo del canino inferior (LCI), mayor longitud desde el punto inmediatamente ventral al cíngulo hasta la parte superior del diente; largo cóndilo canino (CCAN), longitud desde el punto medio del cóndilo hasta el borde exterior del alvéolo del C<sub>1</sub>; largo cóndilo molar uno (CM<sub>1</sub>), longitud desde el punto medio del cóndilo hasta la cara anterior del protocónido en el M<sub>1</sub>; largo cóndilo molar tres (CM<sub>3</sub>) longitud desde el punto medio del cóndilo hasta la cara anterior del protocónido en el M<sub>3</sub>; largo cóndilo coronoides (CCOR), desde la mitad del eje longitudinal del cóndilo hasta la cara anterior del coronoides directamente opuesta; brazo del

temporal (TMA), longitud desde la mitad del cóndilo hasta la punta del proceso coronoides; alto de la escotadura semilunar (AES), longitud desde el borde inferior del proceso condilar hasta el borde distal del proceso angular; largo del cóndilo (LC), longitud antero posterior del cóndilo de la mandíbula. Todas las medidas fueron realizadas sobre el lado derecho de los especímenes salvo caso en los cuales el material no estaba completo y se recurrió a medir el lado contrario, utilizando calibre digital de 0,05 mm de precisión y lupa de mesa (Fig. 2.4).



**Figura 2.4.** Medidas craneomandibulares usadas en este estudio, ilustradas sobre un cráneo de *Sturnira lilium* (MACN 17959). Referencias: para las abreviaturas, véase el texto. Escala 10 mm.

#### 2.2.4 Tratamiento de datos morfométricos

Para todas las variables medidas, de todos los especímenes revisados, se realizó una búsqueda de valores atípicos (i.e., *outliers*), con el fin de detectar valores que difieran significativamente del conjunto de datos. Para esto se analizaron visualmente mediante histogramas para observar la distribución de los datos. Luego analíticamente aplicando la prueba de Rosner, que evita el enmascaramiento de los datos cuando un *outlier* tiene un valor cercano a otro. Estas pruebas fueron realizadas con el paquete EnvStas v. 2.3.1 (Millard 2013) del programa R v4.1.3 (R Core Team 2021). De esta manera se identificaron los especímenes que incluían valores atípicos para ser eliminados de los análisis estadísticos posteriores, evitando la inflación de la variación morfológica que podía verse afectada por datos extremos resultantes de errores durante la medición.

Adicionalmente se evaluó la colinealidad de las 37 medidas de cráneo, usando el paquete usdm 1.1-18 (Naimi et al. 2014). Con este método se calcula el factor de inflación de la varianza

(FIV) para un conjunto de variables y se excluyen aquellas altamente correlacionadas, a través de un procedimiento paso a paso. Esto permite tratar problemas de multicolinealidad cuando se ajustan modelos estadísticos multivariados (Dormann et al. 2013).

## 2.2.5 Información dietaria

Los ítems alimentarios consumidos por *Sturnira lilium*, fueron recopilados de la literatura publicada para las regiones de estudio, incluyendo 22 estudios diferentes que van desde el 1991 al 2021, e información personal. Luego de la revisión, los datos fueron analizados, teniendo en cuenta la calidad y límites de la información mostrada. Para esto, se adoptó la clasificación propuesta por Cassini y Toledo (2021), modificaciones de Barbero et al. (2021) y realizadas en esta tesis, resultando las siguientes categorías para la clasificación del origen de datos: observación directa (OD), análisis fecales (AF), análisis estomacales e intestinales (AFE); y tipos de datos: cuantitativos (A), cualitativos (B), registros cuantitativos para un único ítem (C), registros con datos tanto cualitativos como cuantitativos (D) y experimentales (Exp). Los ítems relevados fueron categorizados según la familia, género y tipo de fruto. Para los tipos de fruto, se tuvo en cuenta la clasificación morfológica en: baya, drupa, espádice, eterio y sicono (Fig. 2.1).

## 2.2.6 Tratamiento de datos alimentarios

Para usar los diferentes tipos de información dietaria en los análisis estadísticos se empleó un *subset* (subconjunto) de los datos con la información numérica sintetizada, incluyendo tanto los estudios cuantitativos como los cualitativos (tipos de datos A y B, mencionados anteriormente). Además, los ítems alimentarios fueron categorizados y agrupados en niveles de estudio como géneros, familias y tipos de frutos.

Los datos cuantitativos expresados como porcentajes para cada ítem fueron usados directamente y, en los casos donde se contabilizaban como números de muestras, fueron calculados a partir del total. Los datos cualitativos, en todos los casos, fueron listas de especies vegetales a las que se asignó un valor igual por ítem en forma de porcentajes relativos; i.e., fueron transformados en magnitudes numéricas, de modo que las frecuencias sumaran 100 (modificado de Olsen 2015, 2017). Como el uso de proporciones viola los supuestos lineales (Warton & Hui 2011), los valores continuos de la composición dietaria se transformaron utilizando la función *logit* del paquete de R car 2.1-6 (Fox & Weisberg 2011) con un factor de ajuste de 0,001 para evitar

valores de cero o uno. Este protocolo permite la inclusión de información dietaria, incluso cuando es escasa y/o inconsistente (Olsen 2015, 2017).

Para los sitios con más de un trabajo de referencia y/o con una proximidad menor a 1 km, se procedió a promediar la ocurrencia de los ítems tomándolo como un solo punto de referencia. Posteriormente, se asignaron los especímenes revisados a las localidades coincidentes/promediadas. Además, aquellos especímenes que no se correspondían a la misma localidad de referencia del estudio de dieta, se asignaron por proximidad teniendo en cuenta la pertenencia a la ecorregión a la que pertenecían. Todos los sitios con información dietaria y de procedencia de los especímenes como polígonos de proximidad se graficaron utilizando el paquete maps 3.3.0 (Ray Brownrigg et al. 2021) en entorno R. Las ecorregiones fueron definidas utilizando el mapa disponible por *RESOLVE Biodiversity and Wildlife Solution* (en <https://ecoregions.appspot.com/>) (para georreferencias de localidades de dieta ver Apéndice 2.2).

## 2.2.7 Análisis morfométricos

### 2.2.7.1 Integración intraespecífica

La integración intraespecífica entre la morfología craneal y mandibular fue analizada para los especímenes de *Sturnira lilium* a partir de la matriz morfométrica sin presencia de *outliers* y con todas las medidas (cráneo y mandíbula) completas (para especímenes por regiones de estudio ver Apéndice 2.3).

Para identificar las principales fuentes de covariación entre cráneos y mandíbulas, y evaluar la asociación entre morfología craneomandibular y ecología dietaria seguimos a Cassini y Toledo (2021). Partiendo de las bases de datos de medidas craneomandibulares y dietas, se realizó un análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS, sigla de su nombre en inglés “*Partial Least Squares regression*”) con el paquete Morpho v 2.8 (Schlager 2017). Este análisis, permite encontrar pares de ejes correlacionados cuya combinación lineal de variables maximizan la covariación entre los dos conjuntos de datos, designados como “bloques” 1 y 2. Se obtienen vectores que indican el cambio en forma o figura (matriz morfométrica; ver abajo) en cada bloque (i.e., cráneo vs mandíbula) y provee de puntajes individuales que permiten describir el patrón de covariación común basada en el coeficiente de correlación Pearson (Klingenberg 2013).

Se calculó la significancia de cada par de ejes de PLS mediante 10000 rondas de permutaciones (Hollander et al. 2013); se exploró la covariación entre las medidas lineales del

cráneo y la mandíbula, tanto con tamaño (CT, i.e., variables de forma) como sin tamaño (ST, i.e., variables de figura). La remoción del tamaño se realizó mediante la estandarización por la media geométrica de las 37 variables consideradas (Mosimann 1970). Posteriormente, se realizó un análisis de correlación de Procrustes, utilizando 10000 permutaciones, para evaluar la congruencia de los ordenamientos de ambos tipos de PLSSs (i.e., CT vs. ST) con el paquete vegan v 2.5 (Oksanen et al. 2020).

#### 2.2.7.2 Integración ecomorfológica

Para explorar los patrones de covarianza entre la morfología craneomandibular y la dieta, a través de las distintas ecorregiones de estudio, también se utilizó un análisis de PLS. Se evaluó la covariación entre los datos de dieta relevados y las medidas lineales separadas, como cráneo, mandíbula y ambos (para especímenes asignados para cada caso por regiones de estudio ver Apéndice 2.3). El bloque 1 se definió utilizando las variables morfométricas (transformadas a logaritmo decimal) y el bloque 2 con los caracteres continuos de dieta transformados mediante la función *logit* (ver sección 2.2.6 tratamiento de datos dietarios), distinguidos por localidades de estudio para cada ecorregión teniendo en cuenta tres agrupamientos o niveles de análisis: familia, género y tipo de fruto. Al igual que en los análisis anteriores, se evaluó la covariación CT y ST. El PLS se ha utilizado para encontrar pares correlacionados de combinaciones lineales entre los dos bloques que representan la covarianza principal (Rohlf & Corti 2000, Klingenberg 2013).

Posteriormente, se utilizaron los modelos generados para predecir la composición dietaria en las localidades pertenecientes a las ecorregiones donde se desconoce la proporción de cada ítem de la dieta (i.e., Bosque Costero de Bahía, Cerrado, Chaco Seco, Chaco Húmedo, Deltas e Islas del Paraná). De este modo, en base a las variables morfológicas y dietarias de mayor covariación, se realizaron predicciones de proporciones de los ítems alimentarios, incluyendo también una muestra de especímenes para el Cerrado de Paraguay. Para describir los patrones y perfiles de dietas en las distintas regiones, se realizaron gráficos de tortas con las proporciones de ítems alimentarios consumidos teniendo en cuenta los tres diferentes grupos de categorías consideradas (familias, géneros y tipos de frutos) por cada localidad de referencia. La visualización y los gráficos se realizaron en entorno R.

## 2.3 Resultados

### 2.3.1 Síntesis de la información dietaria

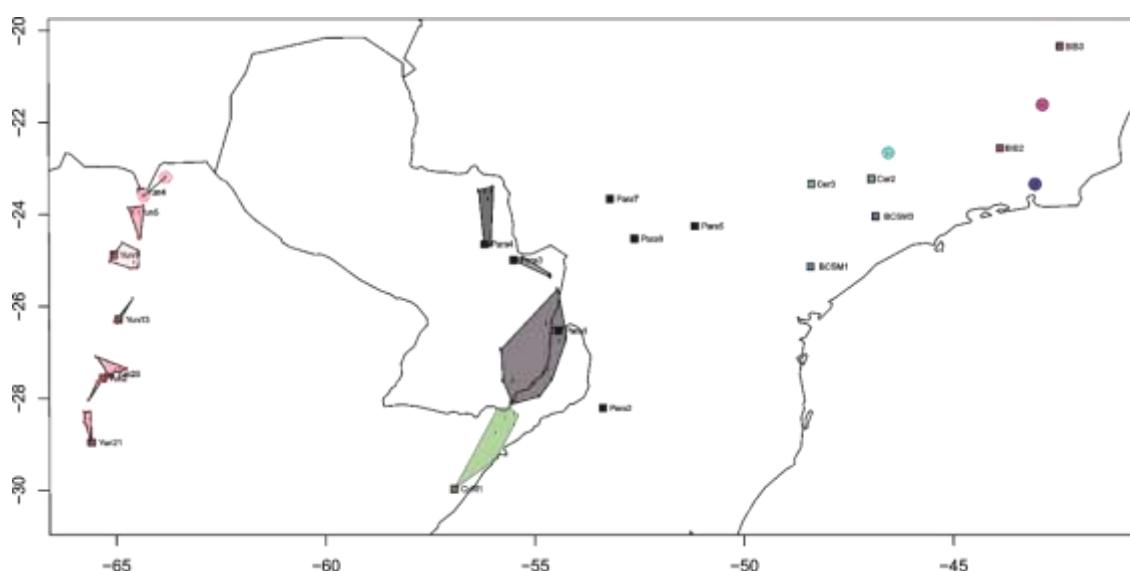
La búsqueda bibliográfica reveló 43 entradas (nº de sitios con registros de dieta), para las regiones Paranaense (8), Yungas (23), Campos y Malezales (1), Cerrado (3), Bosque del Interior de Bahía (3) y Bosque Costero *Serra do Mar* (5). La composición de la dieta incluyó 67 taxones de plantas pertenecientes a 17 familias y 23 géneros (para las especies vegetales ver Apéndice 2.4 Tabla 2.4.1). La búsqueda no reveló información para las regiones del Chaco Húmedo, Chaco Seco, Delta e Islas del Paraná, Sabana uruguaya y Pantanal. Con respecto a la calidad de la información, la mayoría de las entradas tuvieron datos cuantitativos ( $A= 37$ ), seguidos por una pequeña fracción de trabajos con datos cualitativos ( $B= 2$ ; Autino & Barquez 1994, Obs. pers.) y específicos para un taxón vegetal ( $C= 2$ ; Iudica & Bonaccorso 1997, Carvalho et al. 2009a). No hubo trabajos que incluyan datos cuantitativos y cualitativos en simultáneo ( $D= 0$ ); finalmente, dos trabajos fueron experimentales ( $Exp= 2$ ). Salvo cuatro publicaciones, que no especificaron el método de determinación, el resto de los trabajos basaban su asignación específica por comparación con bibliotecas de semillas o frutos de referencia. El análisis de ítems, en su mayoría, provenía de análisis fecales ( $AF= 38$ ); el resto resultó de la revisión de estómagos e intestinos ( $AFE= 2$ ), otros presentaron una combinación entre fecas-observación directa ( $n= 2$ ) y fecas-contenidos estomacales ( $n= 1$ ).

Los trabajos revisados incluyeron información basada en sitios puntuales (6), cambios estacionales dentro de un sitio (6), variaciones espaciales (i.e., distintas unidades de sitios de muestreo) (4), y casos donde se incluyeron ambas (6). La información sistemática disponible para los ítems de plantas consumidos fue variable, ya que se presentaron reportes donde únicamente se determinaron a nivel de familias o géneros. Además, algunos trabajos reportaron el consumo de otros ítems, como insectos, polen, pulpa o sustancias indeterminadas (ND; excluidos en el cálculo de proporciones para los posteriores análisis).

Una síntesis de la información dietaria y sus características se encuentra disponible en la Tabla 2.1, incluyendo números de muestras, porcentajes de frutos consumidos (como el promedio del total de localidades) y fuentes bibliográficas consultadas para cada región. Se excluyeron los trabajos experimentales, los específicos para un taxón vegetal y aquellos que no tenían asignado el método por comparación con semillas de referencia ( $n= 5$ ; bajo el criterio de incertidumbre en la determinación sistemática, y consecuente falta de condiciones naturales en las que puede darse la elección de los ítems alimentarios). También, fueron excluidos los sitios y/o trabajos que

contaban con un porcentaje mayor al 20% de datos inciertos, y/o indeterminables a nivel de género (n= 2). Para un sitio de la región de Yungas (marcado con \* en Apéndice 2.2), los ítems no determinados pudieron ser asignados a nivel de género y tipo de fruto teniendo en cuenta la lista de especies de plantas quiropterócoras disponibles para el lugar.

Los valores utilizados para los análisis posteriores, según la metodología descripta para el tratamiento de los datos alimentarios, se encuentran disponibles en el Apéndice 2.4 para cada nivel de estudio (Ver Tablas 2.5.2 para familias, 2.5.3 para géneros, 2.5.4 para tipos de frutos). Todas las localidades de dieta y sus especímenes asignados se encuentran mapeados en la Figura 2.5.



**Figura 2.5.** Mapa de puntos de localidades con datos de dieta de *Sturnira lilium* y polígonos de especímenes asignados por proximidad para cada región de estudio. Referencias: En cuadrados las localidades de dieta y en puntos los especímenes considerados. Las regiones se encuentran representadas con los siguientes colores: ■ Paranaense, ■ Campos y Malezales, ■ Bosque Costero Serra do Mar, ■ Bosque Interior de Bahía, ■ Yungas, y ■ Cerrado.

**Tabla 2.1.** Consumo de frutos por *Sturnira lilium* en las regiones de estudio (% frecuencia promedio). Bibliografía y observaciones de referencia, transformados de acuerdo a Olsen (2017).

N	Región	% baya	% drupa	% espádice	% eterio	% sicono	% ND	Fuente
1182	Paranaense	44,19	0	21,88	0	6,98	8,25	Muller & Dos Reis 1992 (A), *Mikich 2002 (A), Pinto & Ortencio Filho 2006 (A), Sánchez et al. 2012 (A), de Lima Faustino et al. 2020 (A), Jacomassa et al. 2021 (A) Stevens & Amarilla-Stevens 2021 (A)
1160	Yungas	63,23	14,48	28,77	1,57	0	3,81	Autino & Barquez 1994 (B), *Iudica & Bonaccorso 1997 (C), Giannini 1999 (A), Sánchez et al. 2012 (A), *Sánchez & Dos Santos 2015 (A)
14	Campos y Malezales	70	0	0	0	15	5	Obs. pers. (B)
114	Cerrado	56,66	0	8,09	0	2,42	4,16	de Carvalho 2008 (A), Silveira et al. 2011 (A), *Muylaert et al. 2014 (Exp)
324	Bosque Costero <i>Serra do Mar</i>	63,65	0	10,97	0	0	13,61	Marinho-Filho 1991 (A), Passos et al. 2003 (A), Mello et al. 2008 (A), *Carvalho et al. 2009a (C), *Paulino-Neto et al. 2014 (Exp)
98	Bosque Interior de Bahía	45,58	0	31,41	0	6	15,97	Tavares et al. 2007 (A), *Aguiar & Marinho-Filho 2007 (A), Mello et al. 2014 (A)

**Referencias:** n= número de muestras consideradas. Tipos de datos entre paréntesis: A, cuantitativos; B, cualitativos; C, específicos para un taxón vegetal. Para consultar datos de localidades y especies vegetales, ver Apéndices 2.2 y 2.4. \*Total o parcialmente excluidos del cálculo de %, para detalles ver resultados.

### 2.3.2 Análisis de valores atípicos y colinealidad de las variables

Los datos morfométricos obtenidos de los especímenes de *Sturnira lilium* revisados fueron sometidos a tratamientos para disminuir los sesgos y errores en la interpretación de los resultados. Se identificaron 47 especímenes con valores atípicos (i.e., *outliers*) en una o más de las variables morfométricas para varias de las colecciones y regiones estudiadas. Todas las medidas mostraron una tendencia de datos de distribución normal (para histogramas ver Apéndice 2.5). El Test de Rosner arrojó que 25 de las 37 variables presentaron algún valor atípico, siendo el largo del paladar (LP) y alto de la escotadura semilunar (AES) las más frecuentes (para ver los especímenes eliminados y los valores que tomaron los *outliers* en cada variable ver Apéndice 2.6).

Si bien el análisis de colinealidad sugirió descartar unas pocas variables, dos para el cráneo y una para la mandíbula cuando se consideraron los datos con tamaño (CT) y dos para el cráneo y mandíbula para el caso de variables sin tamaño (Tabla 2.2), se optó por conservarlas a todas, ya que no representaban un número relevante dentro del conjunto y no variaban la interpretación de los resultados obtenidos.

**Tabla 2.2** Análisis de colinealidad de las variables.

Datos	Variables	Cor. min	Variables	Cor. max	Variables	
Cráneo	CT	Ninguna	0,00013	MO~HSD	0,67252	LB~LTC
	ST	LTC, LCS	-0,0011	LGLE~LT	0,66586	LR~LT
Mandíbula	CT	Ninguna	0,01614	AGLE~LCI	0,79375	CM <sub>1</sub> ~CCAN
	ST	LCI	-1,683 e-05	ARM~CM <sub>1</sub>	0,72322	CM <sub>1</sub> ~CCAN
Cráneo y mandíbula	CT	Ninguna	-4,339 e-05	SMS~LBT	0,82498	LCI~LCS
	ST	LTC, LCS	-0,0005	CM <sub>3</sub> ~ACC	0,66790	CM <sub>1</sub> ~CCAN

**Referencias:** CT, con tamaño; ST, sin tamaño; Cor. min, correlación mínima; Cor. max, correlación máxima. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4.

### 2.3.3 Integración intraespecífica

La integración intraespecífica entre la morfología craneal y mandibular fue analizada para 346 especímenes de *Sturnira lilium* que contaban con el cráneo de manera completa y sin presencia de *outliers* (para especímenes por regiones de estudio ver Apéndice 2.3). Los análisis, con y sin tamaño, reflejaron la integración de la covariación entre cráneo y mandíbula de la especie a lo

largo de las regiones estudiadas; en la comparación de ambos casos la covariación explicada no cambio significativamente (ver Apéndice 2.7, análisis de Correlación de Procrustes, Fig. A.2.7.1).

En el análisis de PLS de variables morfológicas craneomandibulares con tamaño, los dos primeros pares explicaron un porcentaje alto de toda la covariación (90%), mientras que el tercero un porcentaje menor al 6% (Tabla 2.3). No se observaron cambios significativos entre el PLS1 y el PLS2 (para gráficos y cargas del PLS2 ver Apéndice 2.7 Fig. A2.7.2, A2.7.3 y Apéndice 2.8 Tabla 2.8.1), por lo cual a continuación se explican los patrones de covariación para el PLS1 con y sin tamaño.

Los puntajes del PLS1 tuvieron una correlación moderada, significativa y negativa con la media geométrica de las variables craneomandibulares transformadas a logaritmos decimales (bloque 1- medidas craneales:  $r = -0,70$  y bloque 2- medidas mandibulares  $r = -0,77$ , ambos con un  $p$ -valor  $< 0,0001$ , Tabla Apéndice A.2.8.1). Todas las variables tuvieron cargas negativas, excepto por el largo del rostro (LR, 0,08) para los coeficientes de ambos bloques (para gráficos y cargas ver Apéndice 2.7 Figura A.2.7.4 y Apéndice 2.8 Tabla A.2.8.2).

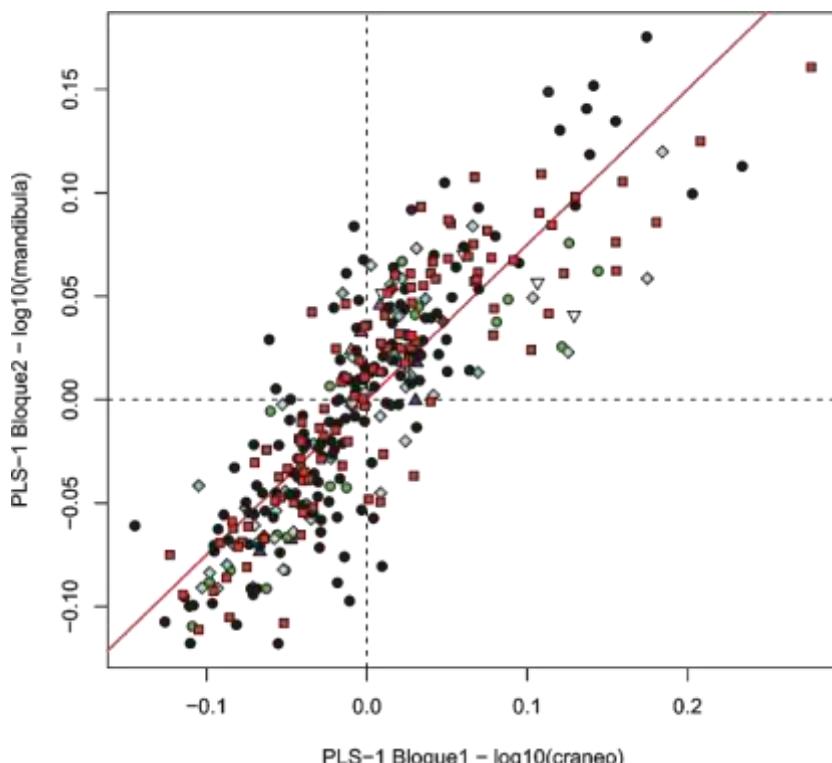
En el bloque 1 la medida craneal que más contribuyó fue el largo del canino superior (LCS, -0,8); le siguieron el ancho entre caninos (AC-C) con -0,16, el ancho interorbital (IOB) y el largo cóndilo incisivo (CINC) con ca. -0,13, el origen del masetero (MO), la hilera superior de dientes (HSD), largo del paladar (LP) ca -0,12 y largo del hocico (LH), altura de cráneo (AC), largo del temporal (LT) con ca. -0,11. Seguidas por el largo y ancho de la fosa glenoidea (LGLE, AGLE respectivamente), ancho postorbital (APO), largo basal (LB) y el largo de la serie molar (SMS) todas con ca. -0,10. Otras medidas tuvieron valores negativos entre -0,09 y -0,05 y las de menor contribución fueron la altura temporal (AT) y el ancho entre molares ( $AM^3-M^3$ ), con ca. -0,04 ambas.

En el bloque 2, todas las variables mandibulares contribuyeron prácticamente en igual medida, con valores negativos entre -0,15 y -0,06 salvo por el largo del canino inferior (LCI) con -0,90 que fue la que más aporto a la covariación. Mientras que las de menor contribución fueron el ángulo de la mandíbula (ANGM, -0,06 el brazo del temporal (TMA), y el largo del cóndilo al molar uno ( $CM_1$ ), ambas con ca. -0,09. Los puntajes tuvieron una correlación alta para ambos bloques ( $r = 0,85$ ;  $p$ -valor  $< 0,0001$  después de 10000 rondas de permutación, Tabla 2.3). El morfoespacio generado por el del PLS1 CT, mostró una tendencia a un mayor ajuste de la integración (i.e., menor dispersión sobre la línea de covariación común) hacia el cuadrante doble negativo (Fig. 2.6).

**Tabla 2.3.** Mínimos cuadrados parciales (PLS) para los análisis de integración intraespecífica craneomandibular.

Base de datos	Par de ejes	Valor individual	% de cov total	Correlación	p-valor de la correlación
Med. Craneales vs. Med mandibulares (CT)	PLS1	0,00334	78,21616	0,851703	0,0001
	PLS2	0,001365	13,07098	0,613339	0,0001
	PLS3	0,000961	6,476411	0,586229	0,0001
Med. Craneales vs. Med mandibulares (ST)	PLS1	0,002561	80,16755	0,820751	0,0001
	PLS2	0,000989	11,96194	0,59983	0,0001
	PLS3	0,000576	4,057094	0,673724	0,0001

**Referencias:** Med, medidas; CT, con tamaño; ST, sin tamaño; cov, covariación.



**Figura 2.6.** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración intraespecífica para las medidas del cráneo y la mandíbula con tamaño, mostrando la distribución de los especímenes revisados y sus respectivas ecorregiones. Referencias: los especímenes de cada región están representados con los siguientes símbolos: ● Paranaense, ○ Campos y Malezales, ● Deltas e Islas del Paraná, ▲ Bosque Costero Serra do Mar, ▲ Bosque Costero de Bahía, ▾ Bosque Interior de Bahía, ▽ Sin datos, ■ Yungas, ◇ Chaco Húmedo, ◆ Chaco Seco, ◆ Cerrado.

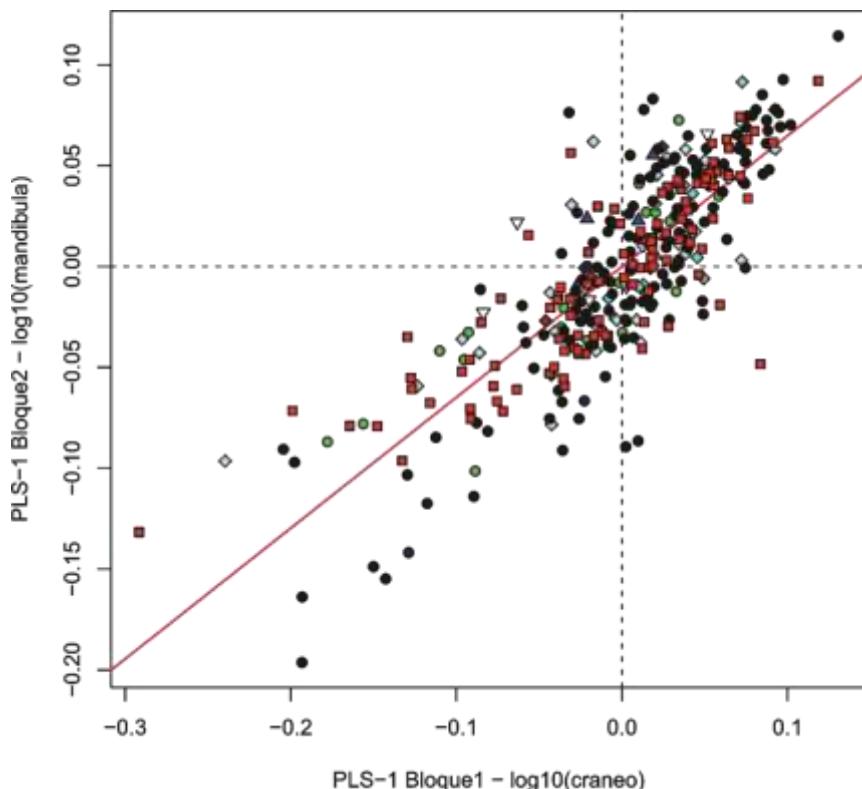
En el análisis sin tamaño, los dos primeros ejes explicaron un 92% de la covariación, mientras que el tercero un porcentaje menor al 4% (Tabla 2.3). La correlación de los puntajes del primer par de ejes con la media geométrica de las variables craneomandibulares transformadas a logaritmos fue negativa, moderadamente a baja, pero significativa (bloque 1- medidas craneales:

$r = -0,55$  y bloque 2- medidas mandibulares:  $r = -0,60$ , ambos con un valor  $p$ -valor < 0,0001; Tabla Apéndice A.2.8.1).

En el bloque 1 los coeficientes de las medidas craneanas que más contribuyeron fueron positivamente el largo del canino superior (LCS, 0,92) y negativamente el largo del rostro (LR; -0,28). Las medidas que menos contribuyeron fueron el ancho interorbital (AIO) y la altura temporal (AT), con valores por debajo del -0,01. En el bloque 2 el largo del canino inferior (LCI, 0,97) fue la medida que más contribuyó a la covariación seguida por la amplitud del ángulo mandibular (ANGM) y el brazo del temporal (TMA), con -0,14 y -0,13 respectivamente. Los demás coeficientes negativos variaron entre -0,03 y -0,08. La medida que menos contribuyó fue el largo cóndilo coronoides (CCOR) con un valor menor a 0,1 (para gráficos y cargas ver Apéndice 2.7 Figura A.2.7.4 y Apéndice 2.8 Tabla A.2.8.2). Los puntajes tuvieron una alta correlación entre ambos bloques del morfoespacio ( $r = 0,82$ ;  $p$ -valor < 0,0001 después de 10000 rondas de permutación, Tabla 2.3).

El morfoespacio del PLS1 sin tamaño mostró un ajuste de integración inverso al observado con tamaño (Fig. 2.7). En ambos casos (i.e., CT y ST), el patrón común de covariación entre cráneo y mandíbula (línea roja), mostró un desvío por parte de los especímenes a lo largo de la recta y para todas las regiones de estudio, asociado a individuos de mayor tamaño por encima y de menor tamaño por debajo de la recta independientemente a las regiones estudiadas.

Sobre la submuestra que contó con más datos de sexo ajustadas a los supuestos de normalidad y varianza, se realizaron pruebas  $t$  de Student para detectar si las variaciones observadas para los caninos podían estar dada por variaciones entre sexos. Los resultados, arrojaron que los machos tuvieron LCI y LCS (ambos con ca. del 15% de la varianza explicada) más grandes que las hembras, siendo significativos para la prueba  $t$  de Student ( $p$ -valor = < 0,0001, g.l.= 140).



**Figura 2.7.** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración intraespecífica para las medidas del cráneo y la mandíbula sin tamaño, mostrando la distribución de los especímenes revisados y sus respectivas ecorregiones. Referencias: los especímenes de cada región están representados con los siguientes símbolos: ● Paranaense, ○ Campos y Malezales, ● Deltas e Islas del Paraná, ▲ Bosque Costero Serra do Mar, △ Bosque Costero de Bahía, ▾ Sin datos, ■ Yungas, ◇ Chaco Húmedo, ◆ Chaco Seco, ◆ Cerrado.

### 2.3.4 Integración ecomorfológica

Al observar los subconjuntos de datos CT y ST, para todos los casos, no mostraron diferencias en los patrones de covariación resultantes (ver Apéndice 2.9, análisis de Correlación de Procrustes, para familias Fig. A.2.9.1, para géneros y tipos de frutos Fig. A2.9.2).

Los patrones de relación entre rasgos morfológicos y perfiles dietarios para las distintas ecorregiones de estudio fueron consideradas para los tres niveles (i.e., familias, géneros y tipo de frutos) según los resultados del primer par de ejes, i.e., los PLSs 1, ya que explicaron un porcentaje alto de la covariación para todos los casos (i.e., cráneo, mandíbula y cráneo-mandíbula en conjunto). Los distintos PLSs 1 mostraron siempre una relación significativa entre las variables morfológicas y dietarias para los tres niveles de categorías analizadas (i.e., familias, géneros y tipos de frutos). Los PLSs 1 tanto para cráneo y mandíbula por separado como en conjunto explicaron entre el 60 y el 70% de la covariación en todos los niveles de categorías (Tablas 2.4,

2.5 y 2.6). Los niveles de familia y género presentaron una excepción para el caso de la mandíbula, presentando un porcentaje menor al 56%.

Al considerar las variables craneomandibulares en conjunto, las variables craneales en todos los casos indicaron una mayor covariación con la dieta en los distintos niveles de categorías estudiadas. La correlación entre los puntajes del primer par de ejes fue para todos los análisis y categorías moderada a baja (entre valores de  $r \cong 0,39-0,62$ ), pero significativa ( $p$ -valor < 0,0001; Tablas 2.4, 2.5, 2.6). En adelante se detallarán solo los resultados para los PLSSs1 con tamaño para las distintas categorías. Los demás resultados sin tamaño para cada análisis (i.e., cráneo y mandíbula por separado y en conjunto) para cada nivel de estudio (i.e., familias, géneros y tipos de frutos) se encuentran disponibles como figuras en el Apéndice A2.9 y Tablas de cargas de coeficientes en el Apéndice A2.10.

**Tabla 2.4.** Mínimos cuadrados parciales (PLS) para los análisis de integración ecomorfológica para variables craneales y dieta.

Base de datos	Par de ejes	Valor individual	% de cov. Total	Correlación	<i>p</i> -valor de la correlación
Med. cráneo (CT) vs. dieta por familia	PLS1	0,045031	59,98377	0,582378	0,0004
	PLS2	0,033356	32,91232	0,26492	0,0001
Med. cráneo (ST) vs. dieta por familia	PLS1	0,044749	62,85735	0,585575	0,0001
	PLS2	0,031728	31,60016	0,282255	0,0001
Med. cráneo (CT) vs. dieta por género	PLS1	0,048998	61,18588	0,586055	0,0001
	PLS2	0,034584	30,4826	0,306071	0,0001
Med. cráneo (ST) vs. dieta por género	PLS1	0,048863	64,64294	0,586742	0,0001
	PLS2	0,032561	28,70478	0,329864	0,0001
Med. cráneo (CT) vs. dieta por tipo de fruto	PLS1	0,032057	71,39206	0,417847	0,0064
	PLS2	0,018136	22,85182	0,152285	0,0001
Med. cráneo (ST) vs. dieta por tipo de fruto	PLS1	0,029767	71,12198	0,49755	0,0064
	PLS2	0,017254	23,89594	0,145899	0,0001

Referencias: Med, medidas; CT, con tamaño; ST, sin tamaño; cov, covariación.

**Tabla 2.5.** Mínimos cuadrados parciales (PLS) para los análisis de integración ecomorfológica para variables mandibulares y dieta.

<b>Base de datos</b>	<b>Par de ejes</b>	<b>Valor individual</b>	<b>% de cov total</b>	<b>Correlación</b>	<b>p-valor de la correlación</b>
Med. mandibulares (CT) vs. dieta por familia	PLS1	0,028886	54,40092	0,463478	0,0053
	PLS2	0,024181	38,12242	0,245219	0,0001
Med. Mandibulares (ST) vs. dieta por familia	PLS1	0,028042	55,15206	0,552031	0,0004
	PLS2	0,023457	38,59047	0,261612	0,0001
Med. mandibulares (CT) vs. dieta por género	PLS1	0,030472	53,74842	0,485796	0,0029
	PLS2	0,025305	37,06604	0,271931	0,0001
Med. mandibulares (ST) vs. dieta por género	PLS1	0,029919	56,46315	0,550079	0,0002
	PLS2	0,023927	36,1113	0,295213	0,0001
Med. mandibulares (CT) vs. dieta por tipo de fruto	PLS1	0,023771	69,54099	0,392839	0,0224
	PLS2	0,014545	26,03388	0,142731	0,0002
Med. Mandibulares (ST) vs. dieta por tipo de fruto	PLS1	0,02152	65,54106	0,536033	0,0141
	PLS2	0,014535	29,89732	0,142357	0,0001

Referencias: Med, medidas; CT, con tamaño; ST, sin tamaño; cov, covariación.

**Tabla 2.6.** Mínimos cuadrados parciales (PLS) para los análisis de integración ecomorfológica para variables craneomandibulares y dieta.

<b>Base de datos</b>	<b>Par de ejes</b>	<b>Valor individual</b>	<b>% de cov total</b>	<b>Correlación</b>	<b>p-valor de la correlación</b>
Med. craneomandibulares (CT) vs. dieta por familia	PLS1	0,053932	57,51636	0,621068	0,0002
	PLS2	0,041946	34,79247	0,272551	0,0001
Med. craneomandibulares (ST) vs. dieta por familia	PLS1	0,053004	59,192	0,649893	0,0001
	PLS2	0,040211	34,06712	0,29258	0,0001
Med. craneomandibulares (CT) vs. dieta por género	PLS1	0,057785	57,70766	0,633058	0,0001
	PLS2	0,04372	33,03466	0,311198	0,0001
Med. craneomandibulares (ST) vs. dieta por género	PLS1	0,057271	60,61767	0,643473	0,0001
	PLS2	0,041109	31,23237	0,338759	0,0001
Med. craneomandibulares (CT) vs. dieta por tipo de fruto	PLS1	0,04088	70,01249	0,449441	0,0079
	PLS2	0,024272	24,68048	0,171195	0,0001
Med. craneomandibulares (ST) vs. dieta por tipo de fruto	PLS1	0,037383	67,25837	0,562747	0,0058
	PLS2	0,024051	27,83904	0,169793	0,0001

Referencias: Med, medidas; CT, con tamaño; ST, sin tamaño; cov, covariación.

Para el nivel de categorías de familia, en el bloque 1, de las variables craneales 12 covariaron negativamente mientras que 11 lo hacen positivamente. Entre las que más covariaron hacia el lado negativo se encontraron el largo basal (LB, -0,27), el largo del temporal (LT, -0,22), la hilera superior de dientes (HSD, -0,18), ancho de la fosa glenoidea (AGLE, -0,17) y origen del masetero (MO, -0,15). Mientras que las de mayores coeficientes positivos fueron: el largo de la bula timpánica (LBT, 0,61), la altura temporal (AT, 0,42), largo del rostro (LR, 0,37) y largo del canino superior (LCS, 0,15). El resto de las variables presentaron valores de carga por debajo de valores absolutos de 0,14 (i.e., tanto para el sentido positivo como para el negativo; para cargas ver Apéndice 2.10, Tabla A2.10.1).

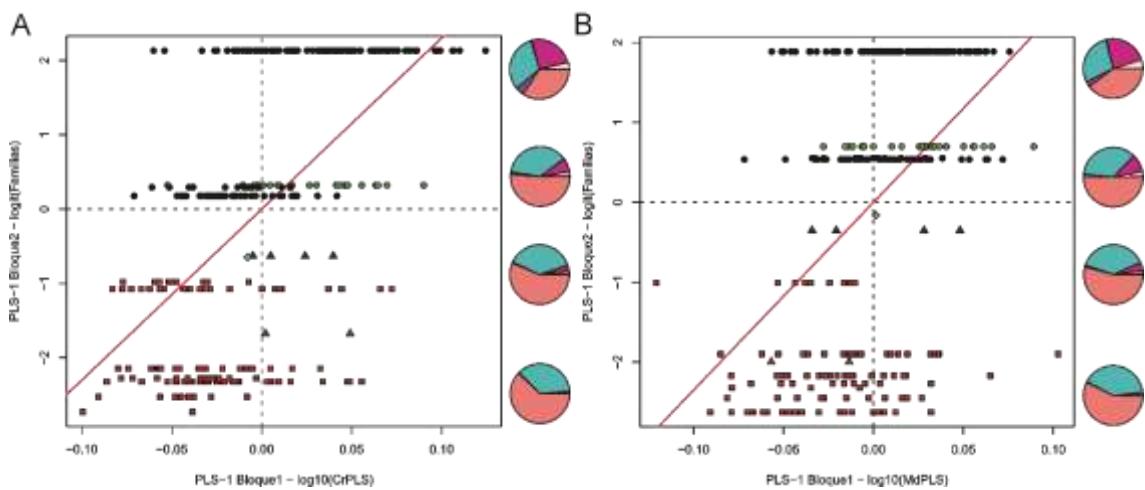
En el bloque 2 de los coeficientes de los ítems alimentarios ocho familias covariaron negativamente mientras que 10 lo hicieron positivamente. Los coeficientes de las proporciones de Moraceae (0,75), Sapotacea (0,50) y Cecropiaceae (0,24) fueron las que tuvieron mayores cargas positivas. Opuestas en el sentido negativo, las familias que más aportaron fueron Solanaceae (-0,29), Cannabaceae (-0,14) y Piperaceae (-0,09). Las demás familias presentaron valores de carga por debajo de valores absolutos de 0,08 (i.e., tanto para el sentido positivo como para el negativo; para cargas ver Apéndice 2.10, Tabla A2.10.2).

Para los análisis de mandíbula, las variables que más covariaron hacia el sentido negativo fueron la hilera inferior de dientes (HID, -0,31), largo cóndilo molar uno ( $CM_1$ ) y alto de la rama mandibular (ARM) ambas con ca. -0,24 y largo cóndilo canino (CCAN, -0,23). En sentido positivo las variables que más contribuyeron fueron el brazo del temporal (TMA, 0,59) y la altura del dentario (AD, 0,39). El resto de las variables presentaron valores entre -0,08 y 0,23 (para cargas ver Apéndice 2.10, Tabla A2.10.1). En el bloque 2 las proporciones de las familias presentaron un ordenamiento similar a las observadas para el cráneo: Moraceae (0,77), Cecropiaceae (0,36) y Sapotacea (0,35) fueron las que tuvieron mayores coeficientes positivos y Cannabaceae (-0,25), Solanaceae (-0,22), y Piperaceae (-0,16) entre los negativos. Las demás familias presentaron valores similares a los observados para el caso del cráneo (para cargas ver Apéndice 2.10, Tabla A2.10.2).

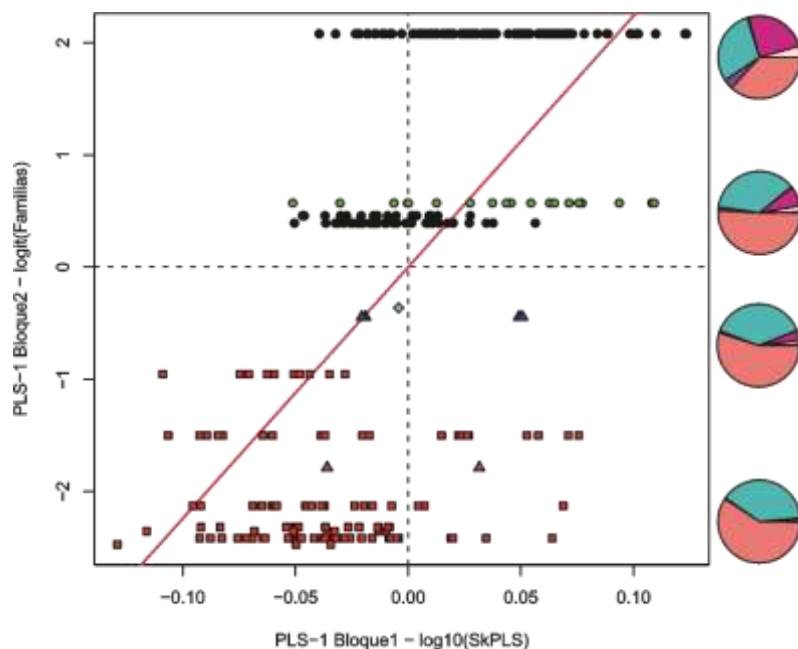
Cuando se analizó el cráneo y mandíbula en conjunto, las variables craneales que más covariaron fueron las mismas que se observaron en el análisis de cráneo solo, presentando cargas muy similares en ambos sentidos. Para la mandíbula éstas se mostraron de manera similar al análisis exclusivo de mandíbula, variando levemente en las cargas pero mostrando la misma tendencia, por ejemplo hacia el lado negativo para la HID (-0,15), el ARM (-0,13), así como para el  $CM_1$  y con el CCAN (ambas ca. -0,11). Hacia el lado positivo del TMA y la AD siguieron siendo las que más aportaron con 0,33 y 0,23 respectivamente. En el bloque 2 la tendencia de las

proporciones de cada familia observadas no varió de los análisis anteriores: Moraceae (0,77), Sapotacea (0,44) y Cecropiaceae (0,30) con coeficientes positivos y Solanaceae (-0,25), Cannabaceae (-0,18) y Piperaceae (-0,13) entre los negativos (para cargas ver Apéndice 2.10, Tabla A2.10.2 y A2.10.3).

Los morfoespacios generados para todos los casos, es decir cráneo y mandíbula separados como en conjunto (Fig. 2.7 y 2.8), fueron equivalentes, mostrando que el cambio de proporciones de los ítems alimentarios sobre el bloque 2 (eje y), varió desde un extremo negativo que representa una dieta basada mayoritariamente en el consumo de Solanaceae (ca. 60%) y Piperaceae (ca. 40%), las cuales disminuyen hacia el extremo positivo a ca. 35-40% y 30% respectivamente, complementándose por una mayor diversidad de familias consumidas, destacándose Moraceae (ca. 25%), Cecropiaceae y Sapotaceae, ca. 5% ambas. En el cuadrante doble positivo, se ubicaron los especímenes de las ecorregiones Paranaense y de Campos y Malezales. En particular, los especímenes de la Paranaense 1 (Iguazú, Misiones) fueron los que más se alejaron, hacia valores positivos del bloque 2, mientras que los de Paranaense 3 y 4 (Paraguay), junto a los de Campos y Malezales se ubicaron muy próximos entre sí, y cercanos al eje común de covariación (i.e., línea roja), con un consumo de solanáceas en torno al 50% (Figs. 7 y 8). Las localidades de las Yungas mostraron una estratificación en el morfoespacio ocupando mayoritariamente el cuadrante doble negativo, sin un claro patrón latitudinal, con las localidades 13 (Rosario de la Frontera, Salta) y 1 (San Antonio y Dr. Manuel Belgrano, Jujuy) hacia los valores extremos negativos. Las ecorregiones de Bosque Interior de Bahía y Cerrado fueron las que más se alejaron del patrón de covariación común, por debajo de la recta en el caso de cráneo y de cráneo y mandíbula en conjunto (Fig. 2.8 y 2.9 respectivamente). La tendencia a la incorporación de mayor diversidad de familias en la dieta (i.e., bloque 2 de negativo a positivo) se corresponden con una variación morfológica (i.e., bloque 1 de negativo a positivo) relacionada a un incremento de las áreas de origen e inserción y brazos de momento del músculo temporal y la altura del dentario (mandíbula) como así también un acortamiento del largo del rostro (cráneo) y la hilera inferior de dientes.



**Figura 2.8.** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica entre medidas craneales y mandibulares con tamaño y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por familias, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares. Referencias: ● Paranaense, ○ Campos y Malezales, ▲ Bosque Costero Serra do Mar, △ Bosque Interior de Bahía, ■ Yungas, ◆ Cerrado. Los gráficos de torta representan las tendencias en la composición dietaria por familias, en colores: ■ Solanaceae, □ Piperaceae, ■ Moraceae, □ Cecropiaceae, ■ Sapotaceae.



**Figura 2.9.** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica entre medidas craneomandibulares con tamaño y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por familias, mostrando la distribución de para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares. Referencias: ● Paranaense, ○ Campos y Malezales, ▲ Bosque Costero Serra do Mar, △ Bosque Interior de Bahía, ■ Yungas, ◆ Cerrado. Los gráficos de torta representan las tendencias en la composición dietaria por familias, en colores: ■ Solanaceae, □ Piperaceae, ■ Moraceae, □ Cecropiaceae, ■ Sapotaceae.

En el análisis de PLS de medidas del cráneo para la categoría de géneros, las variables craneales que más covariaron fueron las mismas que con el análisis de familias, pero con leves

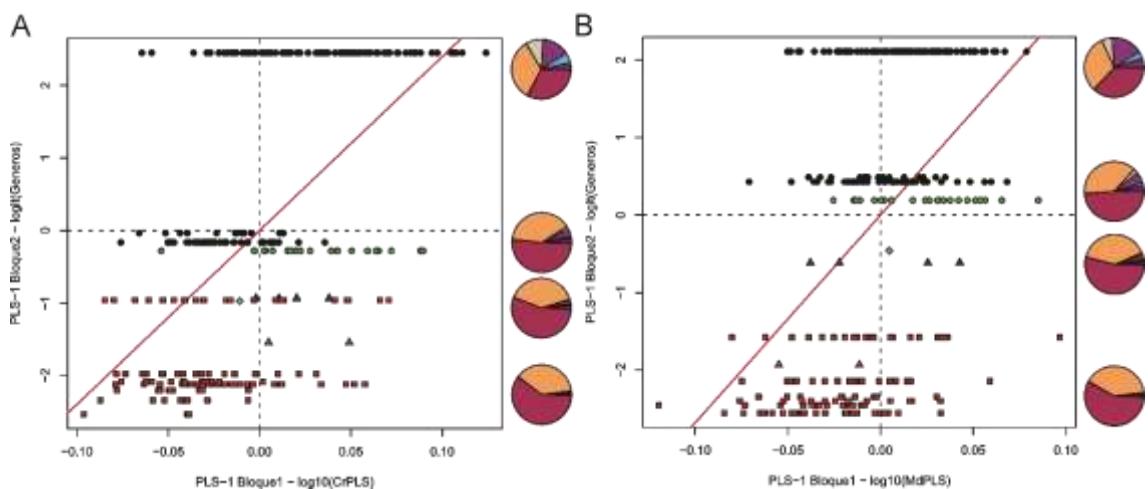
cambios en cuanto a sus cargas como la del largo del temporal (LT, -0,24) y largo basal (LB, -0,26) de valores negativos, así como la altura del temporal (AT, 0,41), largo del rostro (LR, 0,43) y largo de la bula timpánica (LBT, 0,59) de valores positivos. Las demás variables presentaron valores de carga entre 0,12 y -0,12 (para cargas ver Apéndice 2.10 Tabla A.2.10.4). En el bloque 2 de los 23 géneros presentes en la dieta *Celtis* y *Solanum* fueron los que mostraron mayores cargas hacia los valores negativos -0,12 y -0,26 respectivamente. Los géneros *Cecropia*, *Chrysophyllum*, *Ficus* y *Maclura* presentaron los coeficientes más altos hacia el lado positivo 0,16, 0,48, 0,52 y 0,61 respectivamente. Los demás géneros se presentaron por debajo de valores absolutos de 0,08 (i.e., tanto para el sentido positivo como para el negativo; para cargas ver Apéndice 2.10 Tabla A.2.10.5).

En el análisis de medidas mandibulares, las variables que más covariaron fueron las mismas que se observaron para la categoría de familia (para cargas ver Apéndice 2.10 Tabla A.2.10.4). En el bloque 2 las proporciones de los tipos de géneros correspondió a lo observado para el caso de cráneo, con leves cambios en los coeficientes de cargas (para cargas ver Apéndice Tabla A.2.10.5). En el análisis de medidas del cráneo y mandíbula en conjunto, las variables que más covariaron fueron las mismas que se observaron en el análisis de cráneo y mandíbula por separado. Sin embargo, algunas variables en el cráneo se mostraron con valores de cargas invertidos como la AT (-0,35), el LR (-0,32) y el LBT (-0,51) en el sentido negativo, y tanto el LT (0,20) como el LB (0,22) hacia el positivo. En la mandíbula, los cambios fueron para el brazo del temporal (TMA, -0,33) y la altura del dentario (AD, -0,22) en el sentido negativo. Mientras que el largo de la hilera de dientes (HID, 0,15), el alto de la rama mandibular (ARM, 0,16), el largo del cóndilo al molar uno y al canino (CM<sub>1</sub>, 0,11 y CCAN, 0,12 respectivamente) lo fueron en el positivo (para cargas ver Apéndice Tabla A.2.10.6). En el bloque 2, los géneros que más contribuyeron a la covariación fueron los mismos que para cráneo y mandíbula por separado, pero estos presentaron una relación invertida en cuanto a los sentidos de las cargas (para cargas ver Apéndice 2.10, Tabla A2.10.5).

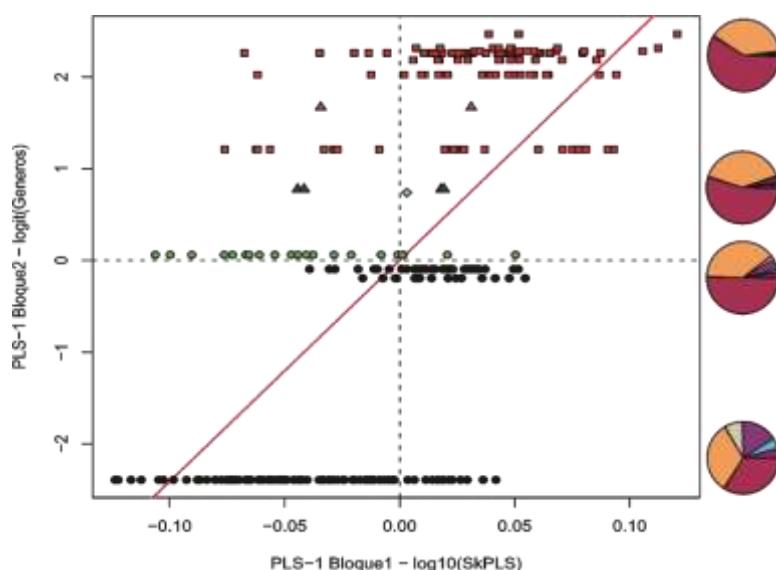
A su vez, los morfoespacios generados (Figs. 2.10 y 2.11) mostraron un patrón similar al observado para la categoría de familias para el caso de la mandíbula, en cambio para cráneo solo, se observó un ordenamiento de las localidades próximas de Paranaense y Campos y Malezales hacia el cuadrante doble negativo.

Cuando se analizó el cráneo y la mandíbula en conjunto el ordenamiento se mantuvo igual que para el caso de cráneo solo pero de manera invertida. El cambio de proporciones de los géneros sobre el bloque 2 (eje y) varió desde un extremo que representa una alimentación mayoritariamente basada en *Solanum* y *Piper*, hacia otro en donde se incorporan una mayor diversidad de géneros,

entre los cuales se encuentran *Ficus*, *Maclura*, *Chrysophyllum* y *Cecropia*, en correspondencia al aumento de familias visto en los análisis anteriores y sus respectivos rasgos anatómicos asociados.



**Figura 2.10.** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica entre medidas craneales y mandibulares con tamaño y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por géneros, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares. Referencias: ● Paranaense, ● Campos y Malezales, ▲ Bosque Costero Serra do Mar, ▲ Bosque Interior de Bahía, ■ Yungas, ◆ Cerrado. Los gráficos de torta representan las tendencias en la composición dietaria por géneros, en colores: ■ Solanum, ■ Piper, □ Maclura, ■ Ficus, ■ Chrysophyllum, ■ Cecropia.



**Figura 2.11.** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica entre medidas del craneomandibulares con tamaño y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por géneros, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares. Referencias: ● Paranaense, ● Campos y Malezales, ▲ Bosque Costero Serra do Mar, ▲ Bosque Interior de Bahía, ■ Yungas, ◆ Cerrado. Los gráficos de torta representan las tendencias en la composición dietaria por géneros, en colores: ■ Solanum, ■ Piper, □ Maclura, ■ Ficus, ■ Chrysophyllum, ■ Cecropia.

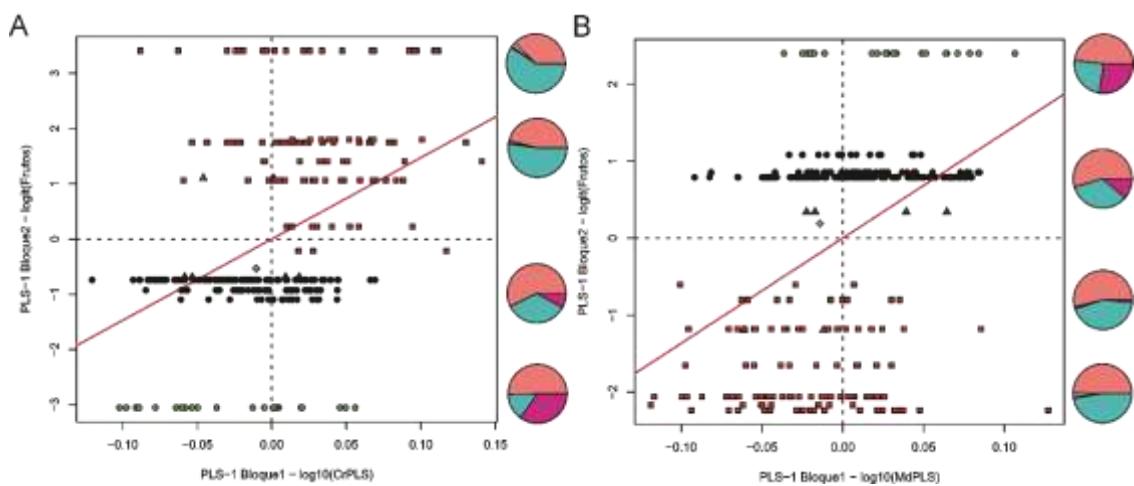
El análisis PLS de medidas del cráneo y categorías de frutos, mostró que las medidas que más covariaron con los distintos tipos de frutos fueron similares a las observadas para géneros y familias. Entre éstas, la altura del temporal (AT, -0,36) y el largo de la bula timpánica (LBT, -0,57) presentaron coeficientes altos, pero de valores invertidos hacia el sentido negativo. Mientras que el largo del rostro (LR) al igual que el ancho postorbital (APO) y cigomático (AZ) con ca. -0,14 cada una, tuvieron una importancia menor en relación a otras variables como la altura del cráneo (AC, -0,27) y el largo del canino superior (LCS, -0,44). En relación a lo visto para las categorías anteriores hacia el lado positivo la hilera superior de dientes (HSD, 0,17) tuvo una mayor carga y el largo basal (LB, 0,22), presentó un coeficiente alto hacia este sentido. Las demás variables presentaron valores entre 0,13 y -0,11 (para cargas ver Apéndice 2.10, Tabla A.2.10.7). En el bloque 2 de los tipos de fruto en la dieta los coeficientes de drupa, espádice y eterio estuvieron en sentido positivo (0,27, 0,34 y 0,15 respectivamente), opuestos a las bayas y sicono, éste último presentó el coeficiente más alto con -0,88 (para cargas ver Apéndice 2.10, Tabla A.2.10.5).

En el análisis de medidas mandibulares, las variables que más covariaron fueron las mismas que para familias y géneros pero con leves diferencias en los coeficientes de cargas. Las variables que menos contribuyeron fueron el largo del cóndilo al molar tres ( $CM_3$ , -0,06) y el largo de la mandíbula (LM, -0,05) en el sentido negativo, mientras que la altura del coronoides (ACOR, 0,09) lo fue en el positivo (para cargas ver Apéndice 2.10, Tabla A.2.10.7). En el bloque 2, los tipos de fruto presentaron cargas similares a las observadas para el cráneo, salvo por las bayas que se invirtieron a valores negativos (para cargas ver Apéndice 2.10, Tabla A.2.10.5).

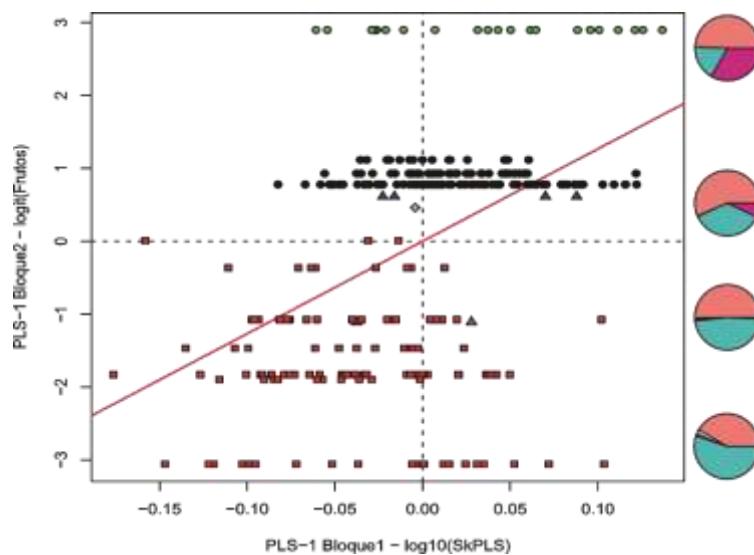
El análisis de medidas craneomandibulares en conjunto mostraron al igual que en las categorías anteriores una correspondencia similar a lo observado para cráneo y mandíbula por separado. En el bloque 2, los tipos de fruto en la dieta presentaron una relación invertida a la observada por el cráneo (para cargas ver Apéndice 2.10, Tablas A.2.10.5 y A.2.10.9).

Los morfoespacios generados (Figs. 2.12 y 2.13) mostraron equivalencias en cuanto a los ordenamientos en los cuadrantes doble positivo y negativo, salvo para el caso del cráneo que se mostró invertido. Para las variables de mandíbula y craneomandibulares en conjunto el ordenamiento fue similar a los morfoespacios resultantes de los análisis anteriores, con la diferencia que la localidad de Campos y Malezales (Paraje Tres Cerros, Corrientes) se separó del conjunto de localidades de Paranaense. Las proporciones de los tipos de frutos sobre el bloque 2 (eje y), fueron similares a las familias y géneros vistos anteriormente. Desde un extremo, con una dieta basada en el consumo de bayas y espádices, hacia otro donde se incorporan principalmente siconos y en menor medida eterios y drupas. Los cambios de frutos estuvieron en correspondencia

a los rasgos anatómicos observados en las categorías anteriores, además en este caso se relacionó al incremento de altura de la caja craneana y a un mayor alargamiento de los caninos.



**Figura 2.12.** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica entre medidas craneales y mandibulares con tamaño y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por frutos, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares. Referencias: ● Paranaense, ○ Campos y Malezales, ▲ Bosque Costero Serra do Mar, ▲ Bosque Interior de Bahía, ■ Yungas, ◆ Cerrado. Los gráficos de torta representan las tendencias en la composición dietaria por frutos, en colores: ■ baya, □ espádice, ■ sicono, □ drupa.



**Figura 2.13.** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica entre medidas del craneomandibulares con tamaño y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por frutos, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares. Referencias: ● Paranaense, ○ Campos y Malezales, ▲ Bosque Costero Serra do Mar, ▲ Bosque Interior de Bahía, ■ Yungas, ◆ Cerrado. Los gráficos de torta representan las tendencias en la composición dietaria por frutos, en colores: ■ baya, □ espádice, ■ sicono, □ drupa.

### 2.3.5. Predicciones dietarias basadas en análisis de PLS

La Tabla 2.7 muestra la composición y proporciones de tipos de frutos predichos para *Sturnira lilium* en las regiones de estudio que no contaron con datos de dieta. Si bien hubo variaciones en las proporciones individuales generadas por los distintos análisis (distintas bases de datos morfológicas), los valores resultantes tuvieron un alto grado de consistencia dentro de cada ecorregión.

En general, los modelos predicen un consumo nulo de drupas y eterio en todas las regiones, pero con proporciones sensiblemente variables para bayas, espádice y siconos. En todos los casos las bayas corresponderían al fruto más consumido (ca. 50-60%) seguido por los espádices (ca. 30-48%) y los siconos (ca. 5-7%). En el Bosque Costero de Bahía, el murciélagos frutero común consumiría en promedio un 60% de bayas, 34% de espádices y 6% de siconos. En las otras ecorregiones disminuyen las bayas y se incrementan los espádices con cambios variables en los siconos. Así, en promedio, en el Chaco Seco las bayas, espádices y siconos representarían 57, 37 y 6% respectivamente, en el Cerrado 55, 40 y 5%; en Chaco Húmedo 53, 40 y 6%; y en el Delta e Islas del Paraná consumirían 50% de bayas y los valores más altos predichos para espádices y siconos (43 y 7% respectivamente).

**Tabla 2.7.** Predicciones dietarias para las ecorregiones donde habita *Sturnira lilium* con dietas desconocidas dentro de la región de estudio.

Ecorregión	Variables morfológicas	n	Baya		Drupa		Eterio		Espádice		Sicono	
			prom.	d.e.	prom.	d.e.	prom.	d.e.	prom.	d.e.	prom.	d.e.
Bosque Costero de Bahía	Cráneo	CT 1	58,23	-	0,69	-	0,12	-	38,55	-	2,41	-
		ST 1	59,74	-	0,79	-	0,13	-	36,85	-	2,5	-
	Mandíbula	CT 1	59,32	-	0	-	0	-	30,7	-	9,98	-
		ST 1	57,93	-	0	-	0	-	32,98	-	9,09	-
	Cráneo y mandíbula	CT 1	61,74	-	0,27	-	0,07	-	32,86	-	5,06	-
		ST 1	61,14	-	0,41	-	0,69	-	33,63	-	5,08	-
Cerrado	Cráneo	CT 15	54,21	4	0,29	0,23	0,03	0,03	41,14	4,99	4,33	2,71
		ST 15	52,77	4,09	0,29	0,23	0,03	0,03	42,48	4,46	4,44	2,66
	Mandíbula	CT 15	58,13	3,49	0,39	0,32	0,06	0,04	36,49	4	4,94	2,57
		ST 15	57,74	3,64	0,45	0,36	0,06	0,05	37,41	3,97	4,34	2,21
	Cráneo y mandibula	CT 15	55,12	4,57	0,3	0,29	0,04	0,04	39,46	5,22	5,08	3,32
		ST 15	54,27	5,19	0,34	0,31	0,04	0,04	40,57	5,41	4,78	3,04
Chaco Seco	Cráneo	CT 5	56,1	4,55	0,32	0,16	0,07	0,04	36,98	4,89	6,53	1,55
		ST 5	56,06	5,59	0,3	0,19	0,07	0,04	37,23	5,79	6,35	1,46
	Mandíbula	CT 5	56,4	3,24	0,24	0,2	0,04	0,04	37,38	2,56	5,94	2
		ST 5	55,97	3,01	0,24	0,35	0,04	0,05	37,48	4,45	6,27	2,94
	Cráneo y mandíbula	CT 5	58,18	2,77	0,45	0,18	0,1	0,03	35,79	3,68	5,48	1,67
		ST 5	59,12	3,52	0,44	0,22	0,1	0,03	34,61	4,73	5,74	1,93
Chaco Húmedo	Cráneo	CT 36	53,01	5,84	0,36	0,3	0,05	0,05	41,28	6,73	5,31	3,52
		ST 36	52,53	6,38	0,35	0,3	0,05	0,05	41,78	7,04	5,29	3,54
	Mandíbula	CT 36	55,33	5,49	0,31	0,27	0,05	0,04	38,01	5,33	6,3	3,97
		ST 36	55,24	5,92	0,33	0,26	0,05	0,04	38,32	5,5	6,07	4,83
	Cráneo y mandíbula	CT 34	52,47	5,62	0,33	0,31	0,04	0,04	41,15	6,27	6,01	3,35
		ST 34	52,24	5,69	0,3	0,29	0,04	0,04	41,43	6,47	5,98	3,38
Deltas e Islas del Paraná	Cráneo	CT 3	50,42	1,52	0,21	0,2	0,05	0,05	40,99	4,34	8,32	3,71
		ST 3	53,37	2,02	0,27	0,23	0,06	0,05	37,91	4,92	8,39	3,71
	Mandíbula	CT 3	47,6	6,56	0,46	0,14	0,07	0,03	48,29	7,17	3,58	0,97
		ST 3	47,02	6,73	0,34	0,29	0,05	0,04	47,12	9,46	5,47	3,52
	Cráneo y mandíbula	CT 3	49,27	1,91	0,24	0,21	0,06	0,06	42,65	4,38	7,78	3,55
		ST 3	50,01	3,39	0,29	0,26	0,07	0,07	41,48	6,94	8,15	4,32

Referencias: CT, con tamaño; ST, sin tamaño; n, número de especímenes; prom., promedio; d.e., desvío estándar.

## 2.4 Discusión

### 2.4.1 Integración intraespecífica de *Sturnira lilium*

Los PLSS de integración intraespecífica para el aparato masticatorio mostraron una alta covariación entre los rasgos craneales y mandibulares, indicando una integración morfológica entre ambas unidades. Los análisis realizados con las variables con tamaño y sin tamaño presentaron una alta correspondencia, tanto en la proporción de la covarianza explicada (i.e., el primer par de ejes dieron cuenta del ca. 78 y 80 %, respectivamente) y el ordenamiento de los especímenes en morfoespacios (según lo indica el análisis de correlación de Procrustes). Asimismo, estos se distribuyeron de manera más o menos equitativa en ambos cuadrantes del morfoespacio, sin una asociación clara a una ecorregión en particular.

Cada rol biológico implica diversos compromisos y demandas funcionales; Vizcaíno et al. (2016) señalan que la boca está relacionada con la selección y toma del alimento (i.e., separar el alimento del medio), su procesamiento (i.e., masticar el alimento) y la deglución (i.e., tragar el alimento). En murciélagos, el mayor o menor desarrollo de los caninos se ha asociado con el procesamiento de ítems alimentarios duros (e.g., insectívoros que se alimentan de escarabajos; Freeman 1998) y el sostén de las presas (e.g., insectos que luchan para escapar). Las frutas pueden variar en sus morfologías, pero son inmóviles; sin embargo, el desarrollo de los caninos en las especies frugívoras cumple otras funciones, como permitirles un mejor agarre para poder arrancarlas de las plantas y sostenerlas durante los vuelos de transporte, sobre todo en frutas que son más grandes que el tamaño de las cabezas de los murciélagos (Bonaccorso 1979). El largo de los caninos superiores e inferiores de los especímenes (LCS, LCI) fueron los rasgos que más covariaron a lo largo de toda la muestra, sin observarse diferencias entre las ecorregiones. Estos resultados podrían vincularse con el desgaste normal de los dientes y no muestran diferencias entre las ecorregiones; potencialmente, esta situación podría estar reflejando la edad relativa de los individuos (Wilkinson & Brunet-Rossinni 2009), la cual no fue considerada con tanto detalle por este estudio. Sin embargo, diferencias en los caninos han sido registradas como rasgos que señalan dimorfismo sexual en otras especies de murciélagos frugívoros que conforman harenés (Adams et al. 2020, Muñoz-Romo et al. 2021). Los resultados de las variaciones observadas para los caninos de *S. lilium* indicaron que los machos tuvieron LCI y LCS más grandes que las hembras en concordancia con lo observado en otras especies. Preliminarmente, se sugiere que el dimorfismo sexual en el desarrollo de los caninos es el rasgo que mejor explica la mayor proporción de la covariación cráneo-mandibular; análisis posteriores, que tengan en cuenta no sólo el sexo, sino

también la edad de los individuos, seguramente arrojaran información más precisa sobre este aspecto.

#### 2.4.2 Aspectos dietarios e integración ecomorfológica

Se analizó la información dietaria de *Sturnira lilium* en seis ecorregiones de su distribución; los datos de base presentaron diferencias considerables en cuanto a su cantidad y calidad, ya que no fueron equitativos o fácilmente comparables. Las aproximaciones ecomorfológicas que emplean los rasgos ecológicos como variables cuantitativas en lugar de categorías requieren una revisión bibliográfica detallada (véase Olsen 2015, 2017, Cassini & Toledo 2021 Online Resource 3, Barbero 2021). Siguiendo la propuesta de Olsen (2017), se consiguió incorporar no solo información de la proporción de dieta para cada ecorregión, sino también para diferentes localidades dentro de ellas; en particular, dada la mayor calidad de información, los mejores datos se obtuvieron para los bosques húmedos subtropicales (e.g., los bosques lluviosos montanos de las Yungas 19 localidades y los bosques lluviosos de las tierras bajas de la Paranaense 7 localidades). Esto permitió realizar una novedosa aproximación a la integración ecomorfológica a nivel intraespecífico (ver abajo).

Al evaluar la integración ecomorfológica con los análisis de PLSs se obtuvieron resultados consistentes a lo largo de los diferentes conjuntos de variables. En términos generales, dentro de cada conjunto de datos (i.e., cráneo, mandíbula y ambos en conjunto) la covariación explicada por el primer par de ejes fue levemente menor (de 1 a 3%) en los análisis CT respecto de los de ST para los niveles de estudio familias y géneros (Tablas 2.4 a 2.6), pero mayor para el segundo par de PLS. En cambio, cuando se evaluó la covariación con la proporción de tipos de frutos, el PLS1 de los análisis CT explica hasta un 4% más que los ST. A su vez, los porcentajes de covariación explicada se incrementan desde un 55 o 60% para la dieta por familias, hasta más del 70% al considerar el tipo de fruto. De modo que, ya sea considerando cráneo, mandíbula y ambos en conjunto, los análisis CT señalan mayores porcentajes de covariación explicada por el primer par de ejes.

Contrariamente a lo encontrado en estudios interespecíficos (véase Vizcaíno et al. 2016, y referencias allí citadas), los análisis de mandíbula no explicaron una mayor proporción de la covariación que el cráneo (resultados similares obtuvieron Cassini & Toledo 2021 en cérvidos). Particularmente, el cráneo de los murciélagos es conocido por su multifuncionalidad, que les permite llevar a cabo un gran número de funciones sensoriales y la protección de diversos órganos

(Santana 2016, y referencias allí citadas). Entre estas funciones, se destacan aquellas que se encuentran estrechamente vinculadas con la búsqueda del alimento y su selección, que resultan posibles gracias a las estructuras sensoriales implicadas en la ecolocalización (Leiser-Miller & Santana 2020).

En el conjunto de ítems alimentarios seleccionados por los murciélagos frugívoros se pueden ver reflejadas especializaciones biomecánicas que demandan el procesamiento de los distintos tipos de frutos y la diversidad relativa de determinados taxones vegetales. Los datos recopilados de ítems dietarios para la ecorregión de las Yungas mostraron un predominio del consumo de Solanaceae, del género *Solanum* de frutos tipo bayas (ca. 60%) y Piperaceae, del género *Piper* de frutos tipo espádices (ca. 40%). Por otro lado, en las regiones de Paranaense y Campos y Malezales las proporciones de esos tipos de frutos disminuyeron en un 30-35%, pero incrementaron ca. 5% los aportes de las familias Cecropiaceae (espádices) y Sapotaceae (bayas), además se incorporaron especies de Moraceae, principalmente del género *Ficus* con frutos tipo sícono (ca. 25%). Este gradiente en el cambio de las proporciones de los tipos de frutos consumidos se correspondió con rasgos morfológicos relacionados con el mayor desarrollo y anclaje de la musculatura del temporal y sus brazos de palanca (i.e., largo y altura del temporal), lo que puede resultar en mayores fuerzas durante la masticación (también a un acortamiento del rostro e hilera de dientes, junto con una mayor altura del dentario). En este sentido, Freeman (1984) señala que los cráneos anchos de los murciélagos durófagos son robustos en insectívoros, pero en frugívoros no necesariamente presentan ese tipo de rasgos e incluso pueden ser pedomórficos y comparativamente frágiles (e.g., *Centurio*; véase Freeman 1998). Los paladares anchos permiten que más dientes participen en la mordida, lo que puede relacionarse con una ventaja mecánica dada por la proximidad de los dientes a la articulación mandibular (Greaves 1985).

Por otro lado, Dumont et al. (2009) estudiaron especies del género *Centurio* (Phyllostomidae) en función a los regímenes de carga únicos de su esqueleto facial, impuestos por el procesamiento de frutas duras, sugiriendo que el cráneo corto y ancho refleja adaptaciones que les permiten una mordida fuerte. Estos autores también señalaron que la capacidad de procesar ítems duros podría relacionarse con la capacidad de poder consumirlos cuando otros recursos son limitados y que estos “cuellos de botella de recursos” pueden imponer fuertes presiones selectivas en la morfología del cráneo. Dumont (2003) aplicó un método de ordenación a variables craneométricas y observó que los frugívoros forrajeadores de dosel (i.e., consumidores de higo) se distinguen de otros murciélagos (e.g., *Carollia perspicillata*, especialista en *Piper*) por caracteres tales como cráneos más altos, paladares más anchos y cóndilos inferiores y procesos coronoides robustos. Otros autores (Freeman 1988, 1995, 2000; Nogueira et al. 2005) coinciden en que el

mayor desarrollo del músculo masetero (principalmente asociado con la masticación en herbívoros; Maynard-Smith & Savage 1959, Greaves 2012) constituye una característica típica de la durofagia en murciélagos.

Muchos de los aspectos mecánicos de las frutas y su relación con variaciones anatómicas fueron estudiados por Freeman (1988). Este autor señala que las frutas son un ítem alimentario difícil de caracterizar y evaluar, no solo por la variación en su estructura, sino que también debido a variaciones asociadas con la madurez u otros aspectos fenotípicos que pueden ser muy fluctuantes en el tiempo y espacio, dependiendo de las condiciones climáticas a las que estén expuestas las plantas (para ejemplos ver Lucas 1979, Mohsenin 1986). A pesar de eso, sus trabajos muestran que existe una diversidad de tegumentos y tipos de pulpas (i.e., interior del fruto) que pueden oscilar en distintos grados de rigidez, desde duros o resistentes hasta blandos (Freeman 1988). Por ejemplo, las drupas son moderadamente duras, con pulpas carnosas y suaves y con semillas que poseen una capa de protección muy rígida (e.g., *Celtis iguanea*); los siconos, por otro lado, se consideran duros en relación a los espádices y bayas. Independientemente de la dureza, los tamaños de algunas frutas pueden ser grandes en relación a los cráneos de los murciélagos (e.g., guayabas), mientras que otras pueden ser muy pequeñas y encontrarse agrupadas en un solo tallo (e.g., piperáceas).

Durante los eventos de alimentación, diversos rasgos del aparato masticatorio de los murciélagos están en estrecha relación con aspectos funcionales que le permiten la ingesta de los diferentes ítems alimentarios. Santana et al. (2012) señalan que cuando se modelan los regímenes selectivos de dureza de los alimentos, las especies que consumen alimentos más duros tienen formas de cráneo que permiten una producción de fuerza de mordida más eficiente. Entre los aspectos de la morfología funcional del cráneo se encuentra, por ejemplo, la robustez de los huesos y los puntos de anclaje de los músculos aductores; por otro lado, la fuerza de mordida máxima incluye habilidades biomecánicas relacionadas al ángulo de apertura mandibular. Las variaciones de estos rasgos son de gran interés para la ecomorfología, ya que generan cambios de desempeño que pueden determinar el acceso diferencial a los alimentos en un gradiente de propiedades físicas (i.e., dureza y tamaño) (Santana 2016).

En cuanto a los aspectos relacionados a la disponibilidad de platas, el clima -pero especialmente la temperatura- juega un rol importante en la abundancia y riqueza vegetal de un ambiente (Punyasena et al. 2008); debido a esto, la diversidad de especies disminuye dramáticamente fuera del cinturón tropical en todo el mundo, afectando críticamente los recursos de frutas (Lomolino et al. 2010). En relación a esto, Fleming (1986a) señaló que las dietas de los murciélagos frugívoros están condicionadas tanto a la disponibilidad y diversidad de recursos

locales como a las propiedades físicas que presenten los frutos; en consecuencia, las especies pueden exhibir distintas dietas en respuestas a las variaciones de estos factores en las regiones subtropicales.

Los resultados obtenidos brindan una primera aproximación sobre las preferencias dietarias de *Sturnira lilium* en las ecorregiones estudiadas, más allá de no contar con datos de la abundancia de los distintos tipos de frutas en el terreno. En la ecorregión Paranense de Argentina, si bien el número de localidades con datos de dietas fue menor a las Yungas, se documentó una mayor homogeneidad en los tipos de ítems consumidos. En cambio, en los Campos y Malezales presentó un patrón similar a las localidades de la ecorregión Paranaense de Paraguay, salvo cuando se analizó por los tipos de frutos. En este caso, se separó de las restantes localidades hacia el extremo superior, desviándose por encima de la recta de covariación común en función a al mayor consumo de frutos de tipo sicono. Las ecorregiones brasileras de Bosques Costeros (en Bahía y *Serra do Mar*) y del Cerrado contaron con escasas localidades de dietas reportadas en la bibliografía. En estos tipos de ambientes, *S. lilium* mostró una tendencia intermedia entre las demás localidades, presentando un incremento del consumo de siconos, excepto en Bahía, donde el consumo de bayas y espádices fue equivalente. Las localidades de Yungas fueron las que presentaron una mayor segregación en los ecomorfoespacios ocupados por los especímenes de *Sturnira lilium*, lo que podría correlacionarse con una mayor heterogeneidad en las preferencias dietarias dentro de la ecorregión. Estos hallazgos se correspondieron con los patrones observados por Sánchez y Dos Santos (2015) para las Yungas, donde describieron un consumo diferencial de bayas (i.e., frutos de *Solanum*) y espádices (i.e., frutos de *Piper*), con una escasa o nula influencia de otras frutas. Estos autores señalaron que la frecuencia de ocurrencia de los ítems difiere en relación a la mayor disponibilidad de tipos de frutos en respuesta a los cambios de altitud entre sus distintos ambientes.

Por otro lado, la estructura trófica e historia evolutiva de los murciélagos frugívoros del Neotrópico descriptos por Sánchez y Giannini (2018) indican evidencias que apoyan una hipótesis centrada en el consumo especializado conocido como *genus to genus* (i.e., géneros de murciélagos que corresponden casi exclusivamente a determinados géneros de plantas; Fleming 2005, Mello et al. 2011, Andrade et al. 2013, Saldaña-Vázquez et al. 2013). Esta hipótesis indica un consumo preferencial de plantas consideradas como taxones centrales en la dieta; en particular, estos mismos autores señalan que las especies del género *Sturnira* se conocen por restringir su dieta principalmente al consumo de *Solanum* en ambientes subtropicales. Sin embargo, los resultados aquí obtenidos para *S. lilium* indican que al menos para algunas ecorregiones este patrón de consumo podría ser más complejo en relación a diferentes factores de los hábitats donde ocurre la especie.

Otros factores que pueden condicionar las preferencias dietarias en murciélagos frugívoros son las condiciones de simpatría con otras especies con las que comparten recursos similares. Diversos estudios ecológicos realizaron aportes sobre las tendencias alimentarias en función a la partición de recursos tróficos y especializaciones alimentarias de *Sturnira* spp. en coexistencia con otros taxones. Por ejemplo, Willig (1986) señaló un consumo diferencial de frutos menos maduros en especies de este género para evitar la competencia con *Carollia perspicillata* en el Nordeste de Brasil. En Argentina, Autino y Barquez (1994) estudiaron los patrones dietarios de *S. lilium* en simpatría con *S. erythromos*, mostrando que ambas comparten en gran parte los sitios de forrajeo y no difieren en sus preferencias dietarias. Sánchez et al. (2012a), en dos ensambles de diversos grados de simpatría con los géneros *Artibeus*, *Platyrrhinus*, *Vampyressa*, *Carollia* y otras especies de *Sturnira*, encontraron una especialización de nichos marcada asociada a su coexistencia. Sin embargo, en otros ensambles, como los reportados por Stevens y Amarilla-Stevens (2021) en Paraguay (donde *S. lilium* coexiste con hasta cuatro especies de filostómidos frugívoros de los géneros *Artibeus*, *Carollia* y *Platyrrhinus*), distintos taxones mostraron una alta similitud en el uso del espacio y un alto grado de superposición dietaria. En relación a esto, existen evidencias de que la ocurrencia y número de murciélagos frugívoros está condicionada principalmente a los gradientes de frutos disponibles en los ambientes, independientemente de la intensidad de las relaciones entre las especies coexistentes (ver Fleming 2005, Sánchez & Giannini 2018). En consecuencia, una menor diversidad de taxones vegetales afecta la composición de los ensambles debido a la disminución de recursos en comparación con las potenciales interacciones competitivas.

#### 2.4.3 Predicciones dietarias en ecorregiones con desconocimiento de datos tróficos

Para las cinco ecorregiones con dieta desconocida estudiadas: Bosque Costero de Bahía, Cerrado (correspondiente a especímenes de Paraguay), Chaco Seco, Chaco Húmedo y Deltas e Islas del Río Paraná, los análisis en general predijeron una dieta compuesta por tres tipos de frutas principales. Las proporciones de ítems alimentarios resultantes de los distintos análisis (i.e., cráneo, mandíbula por separado y en conjunto) fueron consistentes entre sí en la mayoría de los casos. La presencia de frutos tipo sicono, drupa y eterio se dio en bajas proporciones y estuvieron principalmente presentes en las ecorregiones de Argentina y Paraguay, mientras que en la mayoría de las localidades de Brasil predominó el consumo de bayas seguidas de espádices. Esto se correspondió al patrón observado en los análisis ecomorfológicos y resulta concordante con lo

descripto por Sánchez y Giannini (2018) de un dominio de taxones de plantas centrales presentes en los ambientes subtropicales.

Las reducción y ausencia del consumo de frutas tipo drupa y eterio en la mayoría de las localidades estudiadas puede relacionarse con diferentes aspectos de preferencias dietarias y disponibilidad de recursos. Sin embargo, inferencias más precisas se lograrían al aumentar el muestreo y conocimiento de recursos disponibles para las localidades estudiadas. Una combinación con mayores esfuerzos de campo permitirá una interpretación más completa y ajustada a los patrones observados, no solo de los aspectos tróficos, sino también de las relaciones morfológicas. De esta manera, se podría evaluar si *Sturnira lilium* responde con fidelidad a sus recursos alimentarios básicos o si lo hace irregularmente en relación a la diversidad y disponibilidad de recursos presentes en la variedad de paisajes de las distintas regiones donde habita.

Además, para una aproximación más exhaustiva se deberían considerar aspectos del comportamiento de forrajeo (búsqueda del alimento), la manipulación de los ítems y la acción de la lengua, así como también las interacciones mutualistas con las especies de plantas. Esto último llevó a Van der Pijl (1957) a describir el 'síndrome' de quiropterocoria, fenómeno que resulta muy marcado en especies de murciélagos de América del Sur (Morton 1973).

Así mismo, los aspectos nutritivos y digestivos (i.e., adaptaciones fisiológicas en proceso digestivo) presentan una correlación relevante y los aspectos nutricionales, ya que a través de las frutas se pueden incorporar una gran diversidad de nutrientes y diferentes calidades de los mismos (Fleming 1986a).

En este capítulo se presentó una síntesis exhaustiva de la literatura disponible sobre la dieta de *Sturnira lilium* en gran parte de su distribución y se evaluó la integración morfológica intraespecífica entre cráneo y mandíbula, encontrando que las variables que covariaban con más fuerza son los largos del canino superior y del canino inferior. Si bien nuestros objetivos no fueron evaluar las variaciones en relación del dimorfismo sexual, los resultados obtenidos sugieren que, al menos a nivel de covariación craneomandibular, otras variables podrían estar afectando los hallazgos obtenidos y serían necesarias de explorar en función a potenciales diferencias en la integración separada en ambos sexos. Sin embargo, indagar sobre estos aspectos requerirían de un mayor número de muestra sexadas y del conocimiento de las preferencias dietarias distinguidas entre sexos.

A través de los análisis ecomorfológicos, se identificaron las variables craneomandibulares de mayor covariación con la composición de ítems presentes en la dieta caracterizados en tres

niveles (i.e., géneros, familias y tipos de frutos) para las distintas ecorregiones de estudio. A su vez, se observaron cambios en la composición y proporción de los ítems consumidos en los perfiles dietarios en al menos gran parte de las ecorregiones estudiadas. Esto respondió a un patrón general dominado por el consumo de bayas y espádices con una tendencia a la incorporación de otros tipos de frutas, consideradas como más duras, en correspondencia a la presencia de rasgos anatómicos que permiten un mayor agarre de las frutas y el anclaje de los músculos aductores implicados en el potencial desarrollo de una mayor fuerza de mordida.

Los hallazgos realizados representan un aporte al conocimiento sobre la adaptación y explotación de recursos en relación a la durofagia por parte de *S. lilum*. Por otro lado, el consumo especializado o generalista de los ítems alimentarios (i.e., oportunismo vs especialización trófica) puede vincularse con diferentes comportamientos y escenarios evolutivos, entre los cuales se encuentran la disponibilidad y elección de unos pocos taxones vegetales o cambios en el hábitat que consecuentemente condicione la incorporación de una mayor diversidad de frutos en la dieta. Estudios futuros deberán contemplar también otros factores, como las condiciones de simpatría, mutualismo, aspectos nutritivos, comportamentales y del ambiente.

Estos análisis y hallazgos destacan los aportes que pueden realizar los estudios ecomorfológicos, y su uso para realizar predicciones en ecorregiones que no cuentan con estudios dietarios específicos. Resultan, de esta manera, en una herramienta útil y complementaria para interpretar los patrones de covariación de aspectos tróficos y morfológicos aplicados a un nivel intraespecífico en una escala regional.

## CAPÍTULO 3. Morfología alar y estrategias de forrajeo en un ensamble de murciélagos insectívoros (Molossidae) en el Nordeste de Argentina

---

*Forma y tamaño alar; tipos de vuelo; aerodinámica; índices de performance del vuelo; morfometría geométrica; alometría; variación interespecífica; murciélagos insectívoros; estrategias de forrajeo en molósidos; gradiente ambiental; estructura de ensambles.*

### 3.1 Introducción

En el capítulo 2 se indagó en la relación de los rasgos craneomandibulares con la proporción de ítems consumidos en la dieta en una especie de murciélago frugívora. El patrón de variación intraespecífica detectado sugiere que la morfología del aparato masticatorio se vincula estrechamente con la función alimentaria. El cráneo desempeña una gran variedad de funciones (e.g., relaciones con los órganos de los sentidos, alimentación, etc) con diferentes demandas potencialmente conflictivas que afectan su diseño (véase Vizcaíno et al. 2016), por cuanto la morfología de los dientes y las quijadas muestran una alta correspondencia a las exigencias propias de la dieta (Vizcaíno & Bargo 1998). Además, particularmente en murciélagos, la morfología alar está estrechamente relacionada con los hábitos de forrajeo y perfiles dietarios, debido a que la misma varía en relación a una serie de factores que condicionan el comportamiento de búsqueda y captura de los ítems alimentarios. Al mismo tiempo, el uso del sustrato aéreo condiciona la capacidad y forma de desplazamientos que pueden estar influenciados por el modo de alimentación (Vizcaíno et al. 2016), debido en gran parte a las demandas físicas que impone este tipo de medio fluido y consecuentemente adaptaciones para el uso de recursos en el mismo. Entre estas características se encuentran la densidad, compresibilidad y viscosidad que condicionan el movimiento de los gases, en este caso el aire, estudiado por una parte de la mecánica de fluidos (Vizcaíno et al. 2016). En este contexto, el estudio de las alas en los murciélagos no es menor, ni se desvincula de los aspectos alimentarios, ya que estos animales dependen principalmente del vuelo para capturar sus presas o para acceder al alimento. Así, en este Capítulo, se relaciona la dieta en concordancia a la *performance* (i.e., rendimiento) y comportamiento de vuelo, particularmente en un ensamble de murciélagos insectívoros.

Los murciélagos constituyen un grupo de gran interés y un modelo de estudio para analizar aspectos relativos al vuelo, ya que junto con las aves son los únicos vertebrados vivientes que han desarrollado la capacidad de un vuelo impulsado (Norberg 1990, 1994). Esto ha llevado al desarrollo de numerosos estudios de las variaciones en la forma y el tamaño de las alas asociados

con aspectos ecológicos, evolutivos y taxonómicos, incluyendo la exploración de hipótesis sobre el origen y evolución del vuelo (e.g., López-Aguirre et al. 2019, Giannini 2003, Amador et al. 2020, Anderson & Ruxton 2020, Sánchez & Carrizo 2021), dimorfismo sexual, (e.g., Camargo & de Oliveira 2012, Maucieri et al. 2021), descripciones comparativas de los elementos óseos para algunas especies (e.g., Vaughan 1966, Vaughan & Bateman 1970, Altenbach 1979, Panyutina et al. 2015) y aproximaciones biomecánicas, experimentales y evolutivas de los estilos de forrajeo (e. g., Swartz et al. 1992, Riskin et al. 2008, Swartz & Middleton 2008, Bahlman et al. 2016).

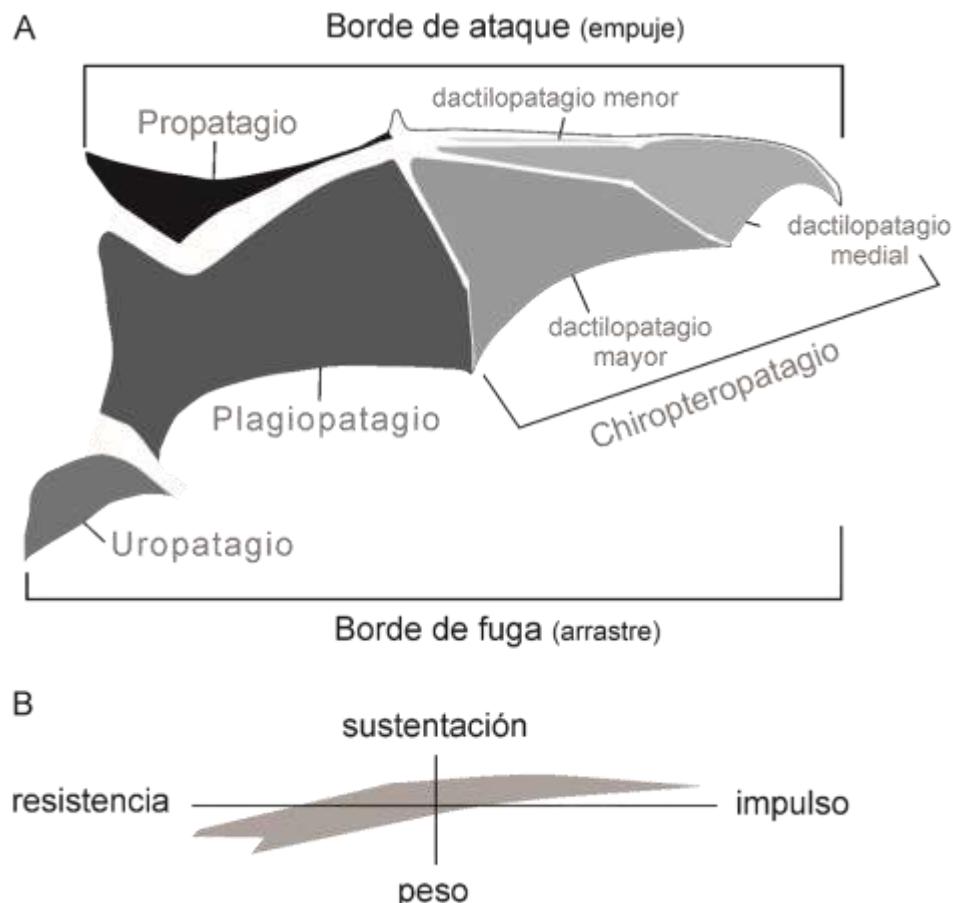
El perfil aerodinámico de los murciélagos está dado por un conjunto de membranas alares flexibles llamadas “patagios” (Fig. 3.1), ajustadas por haces de músculos y fibras elásticas y sostenidas por elementos esqueléticos delgados y alargados, pobemente mineralizados y flexibles, principalmente de las extremidades anteriores, pero también de las posteriores (Norberg 1972, 1990, Swartz et al. 1996, Song et al. 2008, Waldman & Breuer 2017). Tienen la característica de ser multiarticulados, con > 20 articulaciones móviles y reducciones de articulaciones en algunos clados en relación a la condición basal conocida para los mamíferos (Norberg 1990, Bahlman et al. 2016). Estos rasgos anatómicos caracterizan a las alas como estructuras mecánicas complejas, integradas por partes semirígidas y flexibles, cuyas membranas pueden curvarse y asumir una amplia diversidad de configuraciones tridimensionales (Swartz et al. 2007, Holderied & Jones 2009). Norberg (2002) señala que, desde una perspectiva aerodinámica, las variaciones de forma y tamaño de los componentes de las alas determinan el tipo de vuelo que puede sostener un murciélago.

Los estudios que relacionan la morfología alar con las características del vuelo se remontan a principios del siglo XX (Revilliod 1916, Poole 1936, Vaughan 1959). Estos trabajos mostraban los primeros descriptores del tamaño y forma de las alas a través de medidas lineales y de superficie, así como de relaciones entre ellas, definidas como parámetros aerodinámicos (muchos de los cuales siguen siendo actualmente utilizados). La relación entre el peso corporal y la superficie del perfil aerodinámico (i.e., carga alar) fue uno de los primeros parámetros estudiados; subsecuentemente, se definieron otras relaciones, como la de alargamiento (o aspecto) y el índice de forma de la punta del ala (Findley et al. 1972, Norberg & Rayner 1987).

Estas caracterizaciones morfométricas, consideradas como tradicionales, fueron las pioneras en describir la morfología y tamaño de diferentes tipos de alas, sumándose desde la década de 1980 las técnicas de morfometría geométrica (Adams et al. 2004, Zelditch et al. 2012). Estas últimas, proporcionan herramientas para la separación de los componentes de tamaño y figura (*sensu* Vizcaíno et al. 2016) de las estructuras anatómicas, resultado en variables no redundantes (Schmieder et al. 2015). Además, los métodos de morfometría geométrica cuantifican cambios en

la posición de las estructuras anatómicas entre sí, que a veces no pueden capturarse por las técnicas de morfometría lineal (Schmieder et al. 2015).

A pesar de que este conjunto de herramientas se ha utilizado a través de una gran cantidad de taxones y preguntas (Adams et al. 2013), han tenido un uso limitado en los estudios de morfología externa en murciélagos (Birch 1997, Camargo & de Oliveira 2012, Schmieder et al. 2015, Maucieri et al. 2021).



**Figura 3.1.** Anatomía general del ala de un murciélago y aspectos aerodinámicos. A, perfil aerodinámico; vista ventral del ala derecha y B, vista de perfil del ala antero-posterior.

### 3.2 Morfología alar, aerodinámica y su relación con la ecología alimentaria

Los murciélagos se caracterizan por tener alas con diversas morfologías, que fueron estudiadas en numerosos trabajos, incluyendo enfoques morfológicos (e.g., Norberg & Rayner 1987; Swartz et al. 2007, 2012; Gaudioso et al. 2017, 2020, 2022 y referencias allí citadas). El vuelo activo característico de estos animales es un modo de locomoción energéticamente costoso, por lo cual está estrechamente relacionado con una morfología que resulte eficiente en términos de demandas funcionales y minimicen la energía necesaria para volar (Norberg 1994). Este tipo

de vuelo no solo requiere de la sustentación en el medio, sino que también de propulsión. En este sentido las alas proveen la sustentación que mantiene el cuerpo en el aire compensando el peso corporal y la fuerza propulsora en la dirección y sentido del desplazamiento (Vizcaíno et al. 2016). Tanto el ancho como el largo del ala se utilizan para describir la forma del ala y diferentes aspectos del rendimiento del vuelo, tales como agilidad, velocidad, maniobrabilidad y costo energético (Norberg 1990, 1994; Voigt & Holderied 2012, Marinello & Bernard 2014). Estos aspectos se han asociado a distintas estrategias de alimentación y resultan condicionados principalmente por las características de los hábitats de forrajeo que demandan diferentes requerimientos aerodinámicos por parte de los murciélagos. Por ejemplo, muchas especies insectívoras requieren de altos grados de maniobrabilidad para capturar sus presas dentro de la vegetación (Norberg & Rayner 1987, Marinello & Bernard 2014), mientras que las especies nectarívoras precisan de vuelos estacionarios sobre las flores de las cuales obtienen el néctar u otras como las carnívoras y frugívoras necesitan vuelos que les permitan transportar cargas pesadas (Norberg & Rayner 1987).

El diseño de las alas se ve afectado por una relación costo/beneficio; como señala Norberg (1987), los murciélagos insectívoros que forrajean en áreas de vegetación densa, demandan de vuelos lentos y maniobrables, que implican altos costos energéticos. Los estudios de aerodinámica de quirópteros, en general, se han centrado en comprender diferentes aspectos de los vuelos rectos específicamente, la morfología ósea y del ala (e.g., Cheney et al. 2014, 2017), eficiencia y rendimiento (e.g., Winter & Von Helversen 1998, Muijres et al. 2011) y complejidad cinemática (e.g., Riskin et al. 2008, Windes et al. 2019). Sin embargo, el vuelo recto es un modo de desplazamiento atípico para los murciélagos en su hábitat natural, ya que durante el mismo realizan algún tipo de maniobra.

La agilidad del vuelo en el aire es interpretada como la capacidad de maniobrar rápidamente, que resulta fundamental para capturar presas, evitar a los depredadores o navegar por hábitats abarrotados. La maniobrabilidad es la capacidad de controlar eficazmente los movimientos de balanceo, cabeceo y guiñada para cambiar de posición en el espacio modificando así la dirección, velocidad y altitud (Cook 2013). Esta implica las habilidades de realizar movimientos en un estrecho radio de curvatura, girar rápidamente y reorientar el cuerpo (Windes et al. 2020). En este sentido, un vuelo lento se correlaciona a una baja carga alar y alta maniobrabilidad. Además, limita a un murciélago a un ala corta para evitar que esta sea un impedimento físico en ambientes cerrados. Esto último se debe a que las alas angostas y largas, que disminuyen las áreas alares y el costo del vuelo, resultan poco útiles para esquivar obstáculos. En cambio, un vuelo rápido con gran capacidad de penetración requiere una carga alar alta y se correlaciona con alargamientos altos, que se asocian a ambientes abiertos. Los primeros estudios de giros (i.e., cambios de

dirección) y descripción de estos movimientos fueron los de Norberg (1976) y de Aldridge (1987), posteriormente se incluyeron diseños robóticos, técnicas y experimentos utilizando recursos computacionales, principalmente relacionado a su aplicación en aeronáutica (Chen et al. 2014, Ramezani 2020). La morfología del ala está estrechamente relacionada a las llamadas de ecolocalización, debido a las limitaciones conjuntas de volar y ubicar los alimentos de diferentes maneras (Aldridge & Rautenbach 1987, Norberg & Rayner 1987). Esto es particularmente evidente en los murciélagos insectívoros donde la búsqueda de alimento demanda de la detección, clasificación y localización de la presa, para lo cual las distintas especies desarrollan diferentes diseños de llamadas, adecuadas a sus requerimientos y hábitats de forrajeo (Simmons & Stein 1980, Neuweiler 1989, 1990). En particular, los tipos y formas de emitir frecuencias de ecolocalización se correlacionan con las condiciones del hábitat de vuelo (i.e., obstáculos de los ambientes) y el tipo de presa, así como también del tamaño y la velocidad de vuelo de los murciélagos (Kalko & Schnitzler 1998, Jones 1999).

Los sistemas de ecolocalización incluyen repertorios específicos para las especies y reflejan especializaciones de un nicho de alimentación (estos pueden variar de especializados a generalistas) (Faure & Barclay 1994). Algunos trabajos como los de Canals et al. (2005), para especies de murciélagos de Chile, refieren aspectos biomecánicos relacionados con la anatomía alar y la eficiencia aerodinámica, describiendo y reconociendo grupos funcionales de acuerdo a diferencias en los costos de los estilos de vuelo. Otros autores han estudiado estos aspectos en un contexto de partición de nichos tróficos, como en el caso de Marinello y Bernard (2014), que caracterizan a una comunidad de murciélagos de Brasil, en relación a sus estilos de forrajeo y consecuentes diferencias en la elección de microhabitats y alimentos. La diferenciación entre especies simpátricas morfológicamente similares también ha sido estudiada, tal es el caso de las descripciones realizadas por Gager et al. (2016) para especies de *Molossus* (Molossidae) de Panamá. Sin embargo, hasta el momento solo un trabajo ha abordado estos aspectos utilizando un enfoque morfogeométrico; en efecto, Maucieri et al. (2021) describen la estructura morfológica de ensambles de murciélagos de Belice, Canadá y Dominica, en función a diferencias en las preferencias dietarias de las especies que lo componen. Particularmente en Argentina, estas aproximaciones solo fueron exploradas por Giménez y Giannini (2017), que caracterizaron patrones ecomorfológicos, utilizando medidas lineales, de áreas e índices, en un ensamble de murciélagos patagónicos insectívoros.

### 3.3 Estrategias de forrajeo en molósidos

Los murciélagos de la familia Molossidae Gervais, 1856, conocidos como murciélagos de cola libre, comprenden una diversidad de 21 géneros y ca. 132 especies exclusivamente insectívoras que habitan zonas tropicales y templadas de prácticamente todo el mundo (Simmons & Cirranello 2022). En Argentina, se reconocen siete géneros (*Cynomops*, *Eumops*, *Molossops*, *Molossus*, *Nyctinomops*, *Promops* y *Tadarida*) y 20 especies (Barquez et al. 2020, Montani et al. 2021). Exhiben una amplia variedad de tamaños corporales (e.g., el peso varía entre 5 y 76 g., representando una diferencia de tamaño de >300 %), desde pequeños (e.g., *Molossops temminckii*), hasta uno de los más grandes entre los murciélagos neotropicales (i.e., *Eumops perotis*) (Nowak 1994). Usualmente, viven en grupos que pueden llegar a formar colonias de cientos a millones de individuos, pero también pueden encontrarse de manera solitaria o compartiendo refugios con otras especies del grupo o de otras familias de murciélagos (e.g., vespertilioínidos) (Nowak 1994). Se caracterizan por tener uno de los vuelos más rápidos, altos y resistentes entre los murciélagos (Vaughan 1966, Freeman 1979), para lo cual poseen características distintivas asociadas con un vuelo eficiente, como el dispositivo de bloqueo húmero-escapular bien desarrollado (Vaughan 1959).

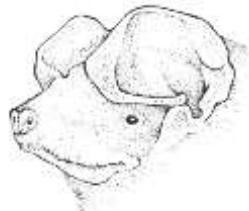
Otros rasgos distintivos de estos murciélagos son el quinto dígito corto, que permite que el plagiopatagio se estreche, y el tercer metacarpiano como el hueso más largo de la mano (aprox. la misma longitud que el radio). Además, la flexión hacia atrás de las primeras falanges del tercer y cuarto dígito, en lugar de ventral como en la mayoría de los murciélagos, permite que la parte larga del ala distal al tercer y cuarto metacarpianos se pliegue de forma compacta contra las superficies posteriores de estos huesos cuando el ala está en reposo, o se utiliza en la locomoción cuadrúpeda. En consecuencia, debido este patrón de flexión, el dactilopatagio largo se pliega en un haz no más largo que el radio (Vaughan 1966).

Por regla general, los molósidos presentan una anatomía del cráneo caracterizada por morfologías contrastantes (e.g., porción dorsal del rostro corta vs. larga, cresta sagital bien desarrollada vs. ausente, proceso coronoides bajo vs. alto, Freeman 1979, 1981a). Estos rasgos anatómicos han sido considerados como útiles para vincular la estructura de los aparatos masticacatorios en relación a su función trófica (Swartz et al. 2003, y referencias allí citadas).

En cuanto a los hábitos dietarios, si bien las especies pertenecientes al grupo son consideradas como insectívoras, existen trabajos que muestran una especialización en las preferencias alimentarias (Freeman 1981a, Vaughan 1996), principalmente asociadas a diferencias en los aparatos masticatorios y la capacidad de procesar presas con diferentes demandas mecánicas

de la masticación. Vaughan (1996), caracteriza morfométricamente las especies de acuerdo a sus distintas capacidades de vuelo, en correspondencia con la complejidad ambiental de los sitios en donde se alimentan. En los ambientes donde habitan son cazadores de insectos al acecho que al igual que otros murciélagos dependen de la ecolocalización para detectar y capturar presas en el aire (Schnitzler & Kalko 1998). La ecolocalización es una adaptación clave y sofisticada, la sensibilidad sensorial del sistema se encuentra afectada por diferentes factores físicos impuestos por el modo y medio de forrajeo (Schnitzler & Kalko 1998).

En este capítulo, se exploran las variaciones de los rasgos alares en función a las estrategias de forrajeo de especies de murciélagos insectívoros en un ensamble de la región de Chaco Húmedo en el norte de Argentina. Los objetivos de este capítulo fueron: (i) caracterizar la variación intra e interespecífica de la morfología alar en seis especies simpátricas de Molossidae a partir de diferentes aproximaciones morfométricas en un ámbito multivariado; (ii) interpretar las diversas fuerzas de selección que actúan sobre sus distintos tipos de vuelo; y (iii) relacionar la morfología alar con las diferencias en el comportamiento de forrajeo y dieta en función diferentes tipos de ambientes. Con el propósito de examinar la siguiente hipótesis: la variación en la morfología alar de los murciélagos insectívoros dentro de un ensamble se relaciona con las presas consumidas, estrategias de capturas y áreas de forrajeo.



Moloso orejas anchas pardo, *Eumops bonariensis*

### 3.2 Materiales y métodos

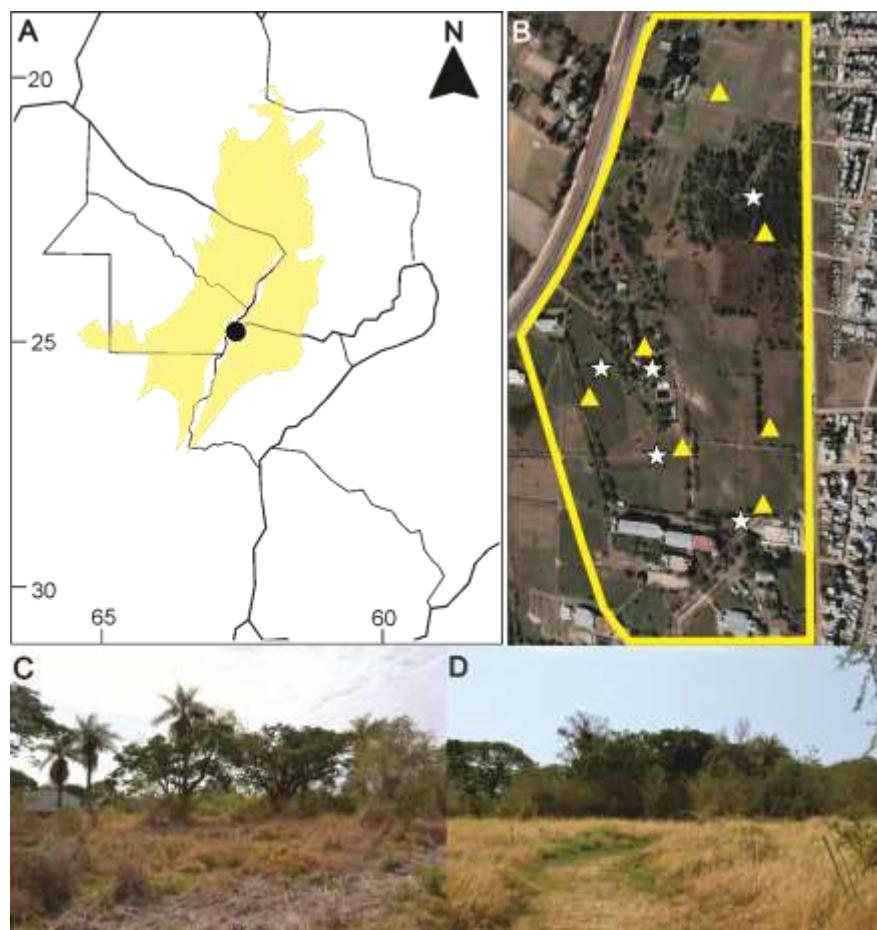
#### 3.2.1 Sitio de estudio

El ensamble de molósidos estudiado se encuentra dentro del “Campus Universitario Deodoro Roca”, de la Universidad Nacional del Nordeste, cercano a la Ruta Nacional N° 12 ( $27^{\circ}27'50,40''S$ ,  $58^{\circ}46'55,20''O$ ; 50 m elev.), ubicado dentro de un área periurbana de uso público. Este sitio pertenece a la ecorregión del Chaco Húmedo, que ocupa una pequeña porción de la esquina noroeste de la provincia de Corrientes (Burkart et al. 1999). Esta ecorregión se caracteriza por una heterogeneidad de ambientes, que incluyen desde espacios abiertos con vegetación de arbustos bajos a zonas con predominio de árboles de estrato medio y alto. El paisaje en el área está constituido por un mosaico de pastizales naturales modificados (e.g., *Andropogon lateralis*, *Paspalum notatum* y *P. atratum*), con presencia de palmeras (e.g., *Syagrus romanzoffiana*) y parches de bosques, con árboles leñosos nativos y exóticos (e.g., *Prosopis alba*, *Delonix regia*, *Melia azedarach*, *Ceiba speciosa* y *Enterolobium contortisiliquum*) (Fig. 3.2).

#### 3.2.2 Muestreo de campo

Se realizaron 44 muestreos en el sitio durante seis años: enero (1), abril y mayo (3 por mes), junio (1), agosto a diciembre (2 por mes) de 2016; enero (1), febrero a abril (2 por mes), mayo (1), junio y julio (2 por mes), agosto y septiembre (1 por mes), octubre (2), noviembre (1), diciembre (2) de 2017; enero a marzo (1 por mes) de 2018; mayo (1) de 2019, noviembre (1) de 2020 y abril (2) de 2021. Cada muestreo tuvo una duración de una noche y se utilizaron de tres a cuatro redes de niebla (12 x 2,4 m, 6 x 2,4 m, 9 x 2,4 m; con un tamaño de malla de 14 x 14 mm). Las redes fueron colocadas en diferentes puntos, incluyendo todas las estructuras de paisaje presentes en el sitio, considerando ambientes de montes, zonas de transición, pastizales y en la cercanía de refugios previamente identificados (ver los puntos señalados en la Fig. 3.2). La activación de las redes se realizó en franjas horarias entre las 18:00 y 23:00 hs., según el período del año y se revisaron en intervalos de 15-20 minutos. En cada muestreo se colectó un máximo de cuatro individuos por especie y el resto de los ejemplares atrapados fueron liberados. Los especímenes capturados fueron identificados siguiendo a Barquez et al. (2020), y eutanasiados según los protocolos éticos propuestos para mamíferos por Sikes et al. (2016). Para los ejemplares capturados se tomó el peso corporal (Pe) utilizando balanza digital de 0,01 de precisión y variables morfométricas (ver abajo). Los ejemplares fueron conservados en frío (para poder medir posteriormente las alas; ver abajo) y serán ingresados en la colección de mamíferos del Museo

Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN) (en fluido o como piel y cráneo).



**Figura 3.2.** Ubicación del sitio y ambientes de forrajeo del ensamble de murciélagos molósidos estudiados. Se muestran los puntos de muestreo y sus paisajes característicos. A, provincias del noreste argentino, sombreado en amarillo la región del Chaco Húmedo; el punto indica el Campus Universitario Deodoro Roca, en Corrientes, Argentina. B, detalle satelital, en amarillo delimitado la superficie muestreada; C, paisaje de pastizales modificados; D, zona de transición entre pastizales y parche boscoso. Referencias: ▲ posiciones donde se colocaron redes de niebla, ★ refugios identificados.

### 3.2.3 Categorías ecológicas

Las especies de molósidos estudiadas se distinguieron en grupos funcionales siguiendo a Sánchez y Carrizo (2021) y teniendo en cuenta observaciones realizadas en el campo. La caracterización propuesta de los grupos abarca aspectos de la vegetación, uso del hábitat, estructura acústica del entorno, conducta de ecolocalización y comportamiento de forrajeo (i.e., forma en la que se capturan las presas en el aire) (*sensu* Denzinger et al. 2018). Se distinguieron a las especies en insectívoros de vuelo rápido (inr), como forrajedores de espacios abiertos y de

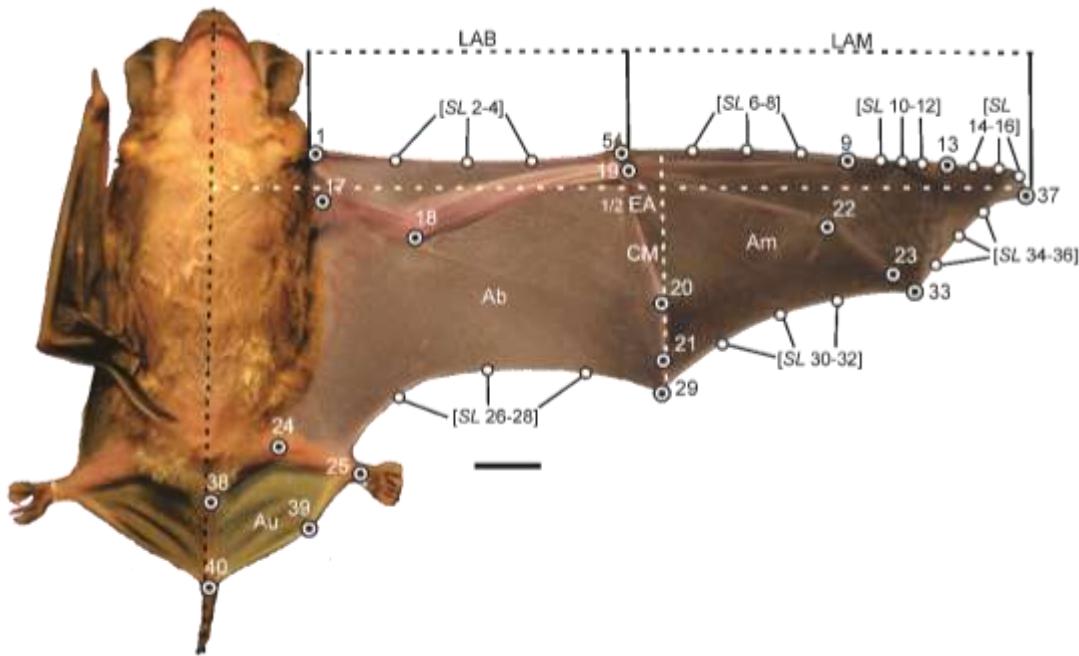
borde, caracterizados por emitir pulsos de ecolocalización que brindan información posicional sobre la presa y poca información sobre su entorno; e insectívoros de vuelo lento (inl), como forrajeadores de espacios estrechos, caracterizados por emitir pulsos de ecolocalización que le permiten distinguir sus presas del entorno circundante. Además, se incluyó una revisión de los antecedentes dietarios conocidos para las especies en Argentina.

### 3.2.4 Montaje de especímenes y fotografiado

Cada ejemplar fue montado en vista ventral utilizando alfileres sobre una plancha de tela gomosa porosa (comercialmente, Telgopor) color azul, acompañado de escalas de referencia. Siguiendo la metodología estándar utilizada por Camargo y de Oliveira (2012) los murciélagos se posicionaron de manera tal que los ejes antero-posterior (hocico-cola) y el eje formado por los puntos hombro-base del pulgar formasen un ángulo de 90°. Seguidamente, se extendió el ala considerando la máxima extensión entre húmero-radio y la capacidad de extensión de los patagios (Fig. 3.3).

Se realizaron tres fotografías por individuo que fueron montados en diferentes días para considerar tres repeticiones para los cálculos de medición del error de montaje y digitalización. Se utilizó una cámara réflex Nikon D3100, lente objetivo de 18-55 mm montada en un trípode y calibrada de modo tal que el eje del lente se posicione de forma perpendicular a la superficie del ala para disminuir el grado de error de paralaje.

Los archivos de fotografías fueron etiquetados según los acrónimos y números de campo, junto con los datos de sexo de cada ejemplar, para su posterior procesamiento digital y obtención de datos de medidas lineales, de área y morfometría geométrica.



**Figura 3.3.** Ejemplo de montaje de ala utilizado para los especímenes estudiados. Se muestran con puntos los landmarks y semilandmarks, con líneas las medidas de longitud y en colores las áreas del ala tomadas en cada fotografía. Referencias: ● landmarks, ○ semilandmarks, sombra lila: área del brazo (Ab), sombra oscura: área de la mano (Am) y sombra amarilla: área de la cola (Au). Las líneas de puntos corresponden a medidas lineales. Para las definiciones de landmarks ver Tabla 3.1 y para las medidas de longitud y área ver Tabla 3.2. Escala 10 mm.

### 3.2.5 Datos morfométricos

Se seleccionó una muestra de un total de 97 especímenes de las seis especies estudiadas (para especímenes por especies ver Apéndice 3.1), para las cuales se tomaron seis medidas lineales externas como descriptoras de los atributos aerodinámicos del ala: largo total (LT), largo de la cola (LC), largo del antebrazo (AB), longitud del ala del brazo (LAB), longitud del ala de la mano (LAM), envergadura del ala (EA) y cuerda media (CM). Se realizó la digitalización del área de superficie alar para los diferentes patagios (dáctilo-mayor, dáctilo-medial, dáctilo-menor, plagiopatagio, propatagio, uropatagio) como así también las porciones correspondientes al brazo (Ab), mano (Am), cola (Ac) y total del ala (At) (ver Fig. 3.3 y para descripciones Tabla 3.1). Para ello cada, una de estas estructuras fue contorneada y rellenada con diferentes niveles de escala de grises de 8 bit, de modo que se definió un valor umbral diferente para cada sección del ala. Este conjunto de medidas estuvo orientado a abordar rasgos funcionales que brinden información sobre estrategias de forrajeo; las mismas fueron seleccionadas y modificadas de Norberg y Rayner (1987). Todas las medidas fueron tomadas de las imágenes digitales utilizando el software ImageJ 1.50.e (Rasband 2018).

**Tabla 3.1.** Definiciones de las medidas de ala tomadas para los especímenes de molósidos estudiados.

Medidas de ala	Definiciones
Largo total (LT)	Distancia entre la punta de la nariz y la punta final de la cola
Largo de la cola (LC)	Desde el borde de pelos de la pelvis hasta la punta final de la cola
Largo del antebrazo (AB)	Longitud del radio-cúbito
Longitud del ala del brazo (LAB)	Longitud de la epífisis proximal del húmero (hombro) al dedo pulgar
Longitud del ala de la mano (LAM)	Longitud del dedo pulgar a la punta del ala
Envergadura del ala (EA)	Distancia entre ambas puntas del ala, con el ala extendida (i.e., borde de ataque recto).
Cuerda media (CM)	Línea recta imaginaria que une el borde de ataque con el borde de fuga.
Área del brazo (Ab)	Superficie de propatagio + plagiopatagio de un ala
Área de la mano (Am)	Superficie de los dactilopatagios de un ala
Área de la cola (Ac)	Superficie de la mitad del uropatagio
Área total (At)	Superficie total de las superficies de sustentación 2(Ab + Am + Ac)

### 3.2.6 Facultad y desempeño del vuelo

#### 3.2.6.1. Índices aerodinámicos

Se estimaron parámetros aerodinámicos para la muestra mencionada en el apartado anterior (sección “3.2.5 Datos morfométricos”), considerando ambos sexos en conjunto, siguiendo a Norberg y Rayner (1987). Los parámetros fueron definidos y calculados como se indica a continuación:

-**Carga alar:** relación entre el peso corporal y la superficie del perfil aerodinámico (medido en pascales [Pa]). Se relaciona positivamente con la velocidad mínima de vuelo y negativamente con la maniobrabilidad y la agilidad. Es decir, una CA más alta requiere de un vuelo más rápido para producir suficiente sustentación, que resulta en un vuelo menos maniobrable.

Se obtuvieron dos variantes de carga alar, la primera de ellas considerando solo el área de ambos perfiles alares, pero sin incluir el área del uropatagio (CAa) y el segundo (CAu) que incluye todas las superficies de sustentación (i.e., alas y uropatagio; ver abreviaturas en Tabla 3.1):

$$\text{CAa} = Pe/2(\text{Ab} + \text{Am})$$

$$\text{CAu} = Pe/\text{At}$$

**-Índices de alargamiento:** es adimensional y caracteriza la forma del ala. Las alas alargadas disipan energía aerodinámica menos útil a través del desprendimiento en la punta del ala (McGowan 1999). De esta manera, se maximiza la eficiencia aerodinámica (relación elevación-arrastre), reduciendo la resistencia inducida.

Se obtuvieron tres variantes de este índice, el primero basado en medidas lineales, calculado como envergadura sobre la cuerda media del ala (Al); el segundo a partir de variables cuadráticas, calculado como el cuadrado de la envergadura de la superficie del perfil alar, sin considerar el uropatagio (Aca) y el tercero considerando la superficie total (Acu) de las superficies de sustentación (i.e., incluyendo el uropatagio; ver abreviaturas en Tabla 3.1):

$$Al = EA/CM$$

$$Aca = AE^2/(2(AB+AM))$$

$$Acu = EA^2/At$$

**-Índice de punta de ala ( $Ip$ ):** determinada por el tamaño relativo entre el brazo del ala (LAB) y la mano del ala (LAM); esta variable caracteriza la geometría de la punta del ala. Un valor de  $Ip > 1$  indica las puntas redondeadas a casi cuadradas;  $Ip = 1$  denota una forma aproximadamente triangular; e  $Ip < 1$  puntas más afiladas. Se correlaciona con la agilidad en relación a la velocidad de vuelo. Para vuelos lentos, la agilidad se corresponde con alas anchas de puntas redondeadas (i.e., alargamiento bajo, Ip alto); mientras que en velocidades altas, la agilidad se asocia con alas estrechas de puntas más afiladas (i.e., alargamiento alto, Itip bajo):

$$Ip = Ts/(Tt-Ts)$$

Dónde  $Ts$ , es la proporción del área de la punta, calculada como la relación del área de la mano (Am) sobre el área del brazo (Ab),  $Ts = Am/Ab$  y  $Tt$ , es la proporción del largo de la punta, calculada como el promedio de la longitud del ala de la mano (LAM) sobre la longitud del ala del brazo (LAB),  $Tt = LAM/LAB$ .

### 3.2.6.2. Análisis estadísticos

Las especies de molósidos que conforman el ensamble fueron agrupadas en dos grupos funcionales incluyendo tipos de vuelo rápido y lento, el primero con cinco especies y el segundo con una (ver Tabla 3.3). Por cuanto no fue factible realizar análisis estadísticos (incluyendo métodos comparativos) para comparar entre ambas categorías, el análisis se realizó a nivel específico. La normalidad de las variables se evaluó con una prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro &

Wilk 1965). Ninguno de los índices calculados, excepto el alargamiento lineal (Al), se ajustó a una distribución normal (ver resultados; Apéndice 3.3, Tabla A3.3.1), debido a esto, las diferencias entre especies para todos los índices se analizaron mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis utilizando la función *kruskal* implementada en el paquete agricolae v1.3-5 (de Mendiburu 2021) en entorno R (R Core Team 2022).

En función de los resultados y sensibilidad de los índices anteriores, se realizó un diagrama de dispersión con uno de los índices de carga alar sobre el eje *x* y uno de los de alargamiento sobre el eje *y* siguiendo la propuesta de Witton (2008). De este modo, se construyó un morfoespacio que resume las propiedades aerodinámicas y da cuenta de la capacidad y potencial diversidad de tipos de vuelo. Por ejemplo, las formas planeadoras poseen bajos valores de ambos índices, aquellas con baja capacidad de vuelo presentan bajo alargamiento y alta carga alar. Las formas de vuelo rápido tienden a ubicarse en el morfoespacio caracterizado por valores altos de ambos índices. Mientras que las que realizan vuelos maniobrables y lento poseen índices de alargamientos similares a las de vuelo rápido, pero de menor carga alar (véase Vizcaíno et al. 2016 y referencias allí citadas).

### 3.2.7 Forma del ala

#### 3.2.7.1 Datos basados en landmarks y semilandmarks

Para caracterizar cuantitativamente la morfología del ala se utilizaron coordenadas de *landmarks* bidimensionales como medida de la forma de la estructura bajo estudio; en este caso, las superficies de sustentación. Los *landmarks* permiten capturar la geometría (y por ende el tamaño y la forma estricta o figura *sensu* Vizcaíno et al. 2016), basado en coordenadas espaciales que permiten comparar las estructuras entre diferentes especímenes y/o grupos (Torcida & Perez 2012). En este caso se incluyeron aquellos puntos morfométricos que dieran cuenta de las proporciones de los diferentes elementos del miembro quirídico, como así también de la morfología de los diferentes patagios. Éstos incluyen landmarks Tipo I (anatómicos), Tipo II (matemáticos) y landmarks Tipo III (semilandmarks). Utilizando los programas TPS Util, TPS Dig y TPS Relw (Rohlf 2015) se digitalizaron un total de 40 *landmarks* (Tabla 3.2) sobre las fotografías, de los cuales 21 corresponden a *semilandmarks* sobre los bordes de ataque y fuga de los patagios que describen siete curvas (Fig. 3.3). La elección de los mismos, se realizó teniendo en cuenta la anatomía de las alas, con el fin de capturar la morfología de los principales caracteres relacionados a las características aerodinámicas y de desempeño del vuelo (Tabla 3.2). Las configuraciones de

forma se alinearon mediante análisis generalizado de Procrustes (GPA) (Goodall 1991, Rohlf & Marcus 1993, Rohlf 1999), que superpone las configuraciones de *landmarks* y elimina la variación espacial que no corresponden a la forma (Dryden & Mardia 1998). Este análisis minimiza la suma de las distancias al cuadrado entre hitos trasladándolos, rotándolos y escalándolos. Previo a la digitalización de la muestra completa se realizaron sesiones de entrenamiento para minimizar la variación debida al montaje. Como resultado, se determinó que para los análisis posteriores se utilizará el consenso de tres repeticiones por espécimen.

**Tabla 3.2.** Definiciones anatómicas de los landmarks considerados para las especies de molósidos estudiadas.

Punto	Número	Definiciones
L	1	Inicio de la membrana del propatagio
SL	2-4	En el borde de ataque sobre la membrana del propatagio
L	5	Unión tisular entre la membrana de propatagio y el dígito I
SL	6-8	En el borde de ataque sobre la membrana del dactilopatagio menor
L	9	Articulación entre la falange metacarpiana y proximal del dígito III
SL	10-12	En el borde de ataque sobre la membrana del dactilopatagio medial
L	13	Articulación entre falanges proximales e intermedias del dígito III
SL	14-16	En el borde de ataque sobre la membrana del dactilopatagio medial
L	17	Base del húmero
L	18	Articulación entre húmero y radio-cúbito
L	19	Centro del carpo
L	20	Articulación entre la falange metacarpiana y proximal del dígito V
L	21	Articulación entre falanges proximales y distales del dígito V
L	22	Articulación entre metacarpiano y falange proximal del dedo IV
L	23	Unión de articulación entre falanges proximales y distales IV
L	24	Base del fémur
L	25	Unión de tejidos entre el ala y la pata trasera
SL	26-28	En el borde de fuga sobre la membrana del plagiopatagio
L	29	Unión tisular entre la falange distal del dígito V y la membrana del uropatagio
SL	30-32	En el borde de fuga sobre la membrana del dactilopatagio mayor
L	33	Unión tisular entre la falange distal del dígito IV y la membrana mayor del dactilopatagio
SL	34-36	En el borde de fuga sobre la membrana del dactilopatagio medial
L	37	Unión tisular entre falange distal del dígito III y membrana de dactilopatagio medial
L	38	Base de la cola
L	39	Extremo del calcáneo
L	40	Extremo del uropatagio

### 3.2.7.2. Análisis multivariados de forma

*Alometría.* En los análisis morfogeométricos, el tamaño y la figura se descomponen y el tamaño del centroide (CS) se usa como un *proxy* para el tamaño (Goodall 1991, Dryden & Mardia 1998), mientras que las diferencias geométricas de escala se eliminaron durante el GPA, no así los componentes alométricos. En ausencia de alometría, el CS no se correlaciona con la figura (Bookstein 1986, Kendall 1986). Hood (2000) concluyó que el CS es una medida geométrica del tamaño que sigue el mismo comportamiento matemático que la masa corporal (BM). Además, otros autores (Frost et al. 2003, Ercoli & Prevosti 2011, Meloro & O'Higgins 2012, Cassini et al. 2012) encontraron que CS está altamente correlacionado con BM y es una excelente variable para predecirla. Para evaluar variación de forma alométrica, se realizaron regresiones multivariadas de las coordenadas de landmarks de los especímenes alineados, comparándolos contra el tamaño del centroide y el peso en gramos, ambos transformados a logaritmo en base 10, utilizando el paquete Morpho v. 2.9 (Schlager 2017).

Asimismo, se realizó una regresión del eje mayor estandarizado (SMA, por sus siglas en inglés; “*Standardized Major Axis*”) para evaluar la relación entre el área total de las superficies de sustentación ( $A_t/2$ ) del mismo lado que las configuraciones de *landmarks* contra el CS, ambas transformadas a logaritmo en base 10. Se calculó el coeficiente de alometría del SMA para evaluar el ajuste de la regresión. Como primer paso, se evaluó la significancia del coeficiente de alometría (pendiente) mediante una prueba  $t$  de dos colas a un nivel de  $p= 0,05$ . Las desviaciones de la isometría se compararon con el coeficiente alométrico esperado bajo similitud geométrica (Alexander 1985). Las pruebas  $F$  se realizaron con el coeficiente hipotético fijado en 2,0 para evaluar la desviación significativa de la isometría (Warton & Weber 2002). Considerando un valor de coeficiente  $<2,0$  como alometría negativa y un valor de coeficiente  $>2,0$  como alometría positiva.

*Variación multivariada de la forma.* Se emplearon Análisis de Componentes Principales (PCA, sigla de su nombre en inglés: “*Principal Component Analysis*”) para visualizar los cambios de figura en relación a la distribución de los taxones en el morfoespacio e identificar los principales componentes de variación. Este análisis permite la visualización de los cambios de la forma del ala, en las seis especies del ensamble de molósidos muestreados, a lo largo de los componentes de interés. Los análisis, visualización y gráficos fueron realizados mediante el paquete Morpho R 2.9 (Schlager 2017) en entorno R.

### 3.2.8 Alometría multivariada estática y evolutiva de los patagios

#### 3.2.8.1 Análisis de alometría estática

Se realizaron análisis de alometría multivariada, solo para las especies con más de cinco especímenes colectados en el total de muestras, utilizando como base la ecuación de alometría generalizada propuesta por Jolicoeur (1963) que considera el tamaño como una variable latente que afecta a todas las variables originales simultáneamente (ver Giannini et al. 2004). Este tipo de relaciones alométricas se pueden observar expresadas en el primer vector propio de un análisis de componentes principales (PCA). Este vector se extrae de una matriz de varianza-covarianza de variables transformadas logarítmicamente y escaladas a unidad. En este tratamiento de datos, la alometría es interpretada como una desviación con respecto a un vector isométrico hipotético. Todos los elementos del vector propio son iguales y representan el valor isométrico teórico esperado; el cual se calcula como la raíz cuadrada de  $1/p$  considerando a  $p$  igual al número de variables. El vector isométrico hipotético considerado en este caso particular fue 0,4082; en correspondencia con seis variables (i.e., las áreas de superficie de los seis patagios de las alas).

Para estimar la desviación estadística de la isometría del conjunto de variables, se realizó utilizando un procedimiento de *Jackknife* (Quenouille 1956, Manly 1997), eliminando un espécimen a la vez como fuera implementada en entorno R por Giannini et al. (2010; ver abajo). Esta técnica genera intervalos de confianza para cada uno de los elementos del primer vector propio derivados empíricamente (Giannini et al. 2010). Si el intervalo de confianza para una determinada variable incluye el valor isométrico (aquí 0,4082), la variable es estadísticamente indistinguible de isometría. Alternativamente, el intervalo puede excluir el valor isométrico, siendo “positivo” si el elemento observado es  $>0,4082$  o “negativo” si resulta menor.

Los desvíos del valor de isometría se calcularon para diferenciar entre aquellas variables que más se alejan del valor teórico de isometría. Además, se distinguieron entre los resultados no recortados (i.e., conjunto completo de *pseudovalores* de *Jackknife* utilizados) y recortados (i.e., con el número de los *pseudovalores* más extremos eliminados en los cálculos), teniendo en cuenta un intervalo de confianza del 95% para cada coeficiente multivariado de alometría calculado, siguiendo a Giannini et al. (2004, 2010). El análisis multivariado (PCA + *Jackknife* remuestreo) fue programado como una rutina en entorno R (Giannini et al. 2010). Los coeficientes multivariados de alometría obtenidos para cada especie se compararon mediante comparaciones apareadas de pruebas angulares utilizando las funciones *angle.calc* y *angleTest* del paquete Morpho (Schlager 2017). Los ángulos cada par de especies se calcularon como el arcoseno del producto interno de las cargas de cada componente (ver Drake & Klingenberg 2008, Klingenberg

& Marugán-Lobón 2013). Asumiendo que si estos se muestran cercanos a 0 (cero), ambas trayectorias son similares y, consecuentemente, comparten un cambio alométrico multivariado.

### 3.2.8.2. Análisis alometría evolutiva

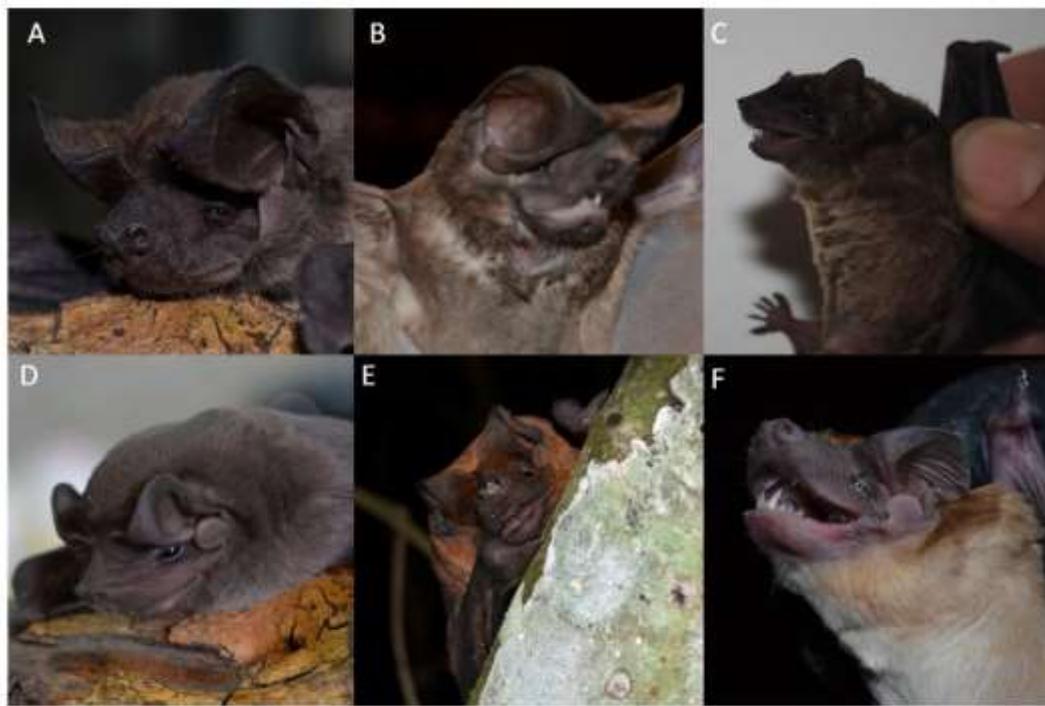
Se realizó un PCA para explorar y visualizar el morfoespacio definido por las componentes de variaciones de áreas y los patagios de las especies estudiadas en un ámbito interespecífico (Mitteroecker & Bookstein 2011, Mitteroecker et al. 2013). La alometría evolutiva multivariada se evaluó utilizando las mismas rutinas de R de la sección anterior, pero sobre los contrastes filogenéticamente independientes. Felsenstein (1985) identificó el problema de la falta de independencia estadística al emplear datos interespecíficos, es decir que no se cumple con los supuestos de los análisis estadísticos. Por lo tanto, las especies no pueden tratarse como puntos de datos independientes, desde el punto de vista estadístico, ya que por tener una estructuración filogenética constituyen pseudorélicas. Para obtener los contrastes filogenéticamente independientes se utilizó la función *pic* del paquete phytools (Revel 2012) y la filogenia construida a partir del árbol *Vertlife* (<https://vertlife.org/>; Upham et al. 2019); del que se obtuvo un subconjunto de 1000 árboles con los taxones de la familia Molossidae del conjunto original de árboles que representan una filogenia fechada por nodo para 5911 taxones de mamíferos; se obtuvo un árbol consenso con largo de esos 1000 árboles usando la función *consensus.edges* del paquete phytools. Finalmente, el árbol consenso fue podado mediante la función *drop.tip* del paquete ape v.5.5 (Paradis & Schliep 2019) de modo que quedaran representada las seis especies analizadas en este capítulo.

### 3.3 Resultados

#### 3.3.1 Especímenes colectados, gremios y ambientes de forrajeo

Se colectaron 206 ejemplares de las especies *Eumops patagonicus* (135), *Eumops perotis* (9), *Molossops temminckii* (3), *Molossus molossus* (45), *Molossus fluminensis* (12) y *Cynomops planirostris* (2) (Fig. 3.4). La Tabla 3.3, resume las cantidades por sexo, categorías ecológicas y refugios donde fueron capturados (para una descripción más detallada de los refugios ver Argoitia et al. 2021a). Las especies de *E. patagonicus* y *M. molossus* se localizaron cercanas a sus refugios, que consistieron en espacios en los techos y otras partes dentro de edificios de construcciones humanas, donde se observaron conformando colonias mixtas de cientos de individuos y fueron observadas compartiendo ambientes de forrajeo. En un refugio de un hueco de árbol se encontró una colonia de entre 15 a 20 individuos de *M. fluminensis*, que fueron capturados en ambientes similares a los utilizados por *E. patagonicus* y *M. molossus*. Estas tres especies se capturaron en sitios con presencia de obstáculos que incluyeron ambientes de transición y espacios abiertos modificados con presencia de algunas construcciones y árboles aislados. En el caso de *C. planirostris*, fue capturado únicamente cercano a su refugio que consistió de un hueco de árbol ubicado en un parche de monte fragmentado. La única especie de vuelo lento, *M. temminckii*, se registró en el mismo sitio de forrajeo de *C. planirostris*, pero su refugio no pudo ser localizado y ambas tuvieron escasa ocurrencia en los muestreos.

Todas las especies capturadas pertenecieron al gremio de murciélagos insectívoros de vuelo rápido (inr), salvo por *M. temminckii* que fue reconocido por tener vuelos lentos (inl).



**Figura 3.4.** Especies de murciélagos Molossidae del Campus Universitario Deodoro Roca, Corrientes, Argentina. A, *Eumops patagonicus*; B, *Eumops perotis*; C, *Molossops temminckii*; D, *Molossus molossus*; E, *Molossus fluminensis*; F, *Cynomops planirostris*.

**Tabla 3.3.** Resumen de variables tomadas de observaciones de campo tenidas en cuenta para análisis posteriores.

Especies	H	M	Gremio	Peso (g) min-max	Refugio	Ambiente
<i>Cynomops planirostris</i>	1	1	inr	15,39-14,48	Hueco de árbol	MMo
<i>Eumops patagonicus</i> *	74	61	inr	12-16	Construcción humana	PMo
<i>Eumops perotis</i>	4	5	inr	60-76	Desconocido	PMso
<i>Molossops temminckii</i>	-	3	inl	8-8,62	Grieta en tronco de árbol	MMo
<i>Molossus molossus</i> *	29	16	inr	12-18	Construcción humana	PMo
<i>Molossus fluminensis</i>	3	9	inr	7,17-8,62	Hueco de árbol	PMo

Referencias: hembras (H), machos (M), inr, insectívoros forrajeadores de vuelo rápido, inl, insectívoros forrajeadores de vuelo lento, MMo, ambientes cerrados de montes modificados con presencia de obstáculos, PMo, ambientes abiertos de pastizales modificados con presencia de obstáculos, PMso, ambientes abiertos de pastizales modificados sin obstáculos. Con (\*) se señala las especies que conformaron colonias mixtas.

### 3.3.2 Facultad y desempeño del vuelo

#### 3.3.2.1. Índices aerodinámicos y prueba de Kruskal-Wallis

Los cálculos de los índices mostraron algunas diferencias entre las especies para cada parámetro considerado. En relación a las cargas alares incluyendo, o no, el uropatagio (i.e., CAu y CAa respectivamente), la especie que presentó mayores valores fue *Molossus fluminensis*, los menores fueron para *Molossops temminckii* y las restantes especies presentaron valores intermedios, salvo por *Cynomops planirostris* que tuvo valores más bajos. Los valores de índices de alargamiento indicaron que ambas especies de *Eumops* fueron las que presentaron alas largas y angostas y que *M. temminckii* se caracterizó, en cambio, por tener alas cortas y anchas. En cuanto al índice de punta del ala, se observó una gran variación para todas las especies que no permitieron distinguir o caracterizarlas fácilmente, aunque ambas especies del género *Eumops* tendieron a presentar valores altos del índice y *Molossus fluminensis* los valores más bajos.

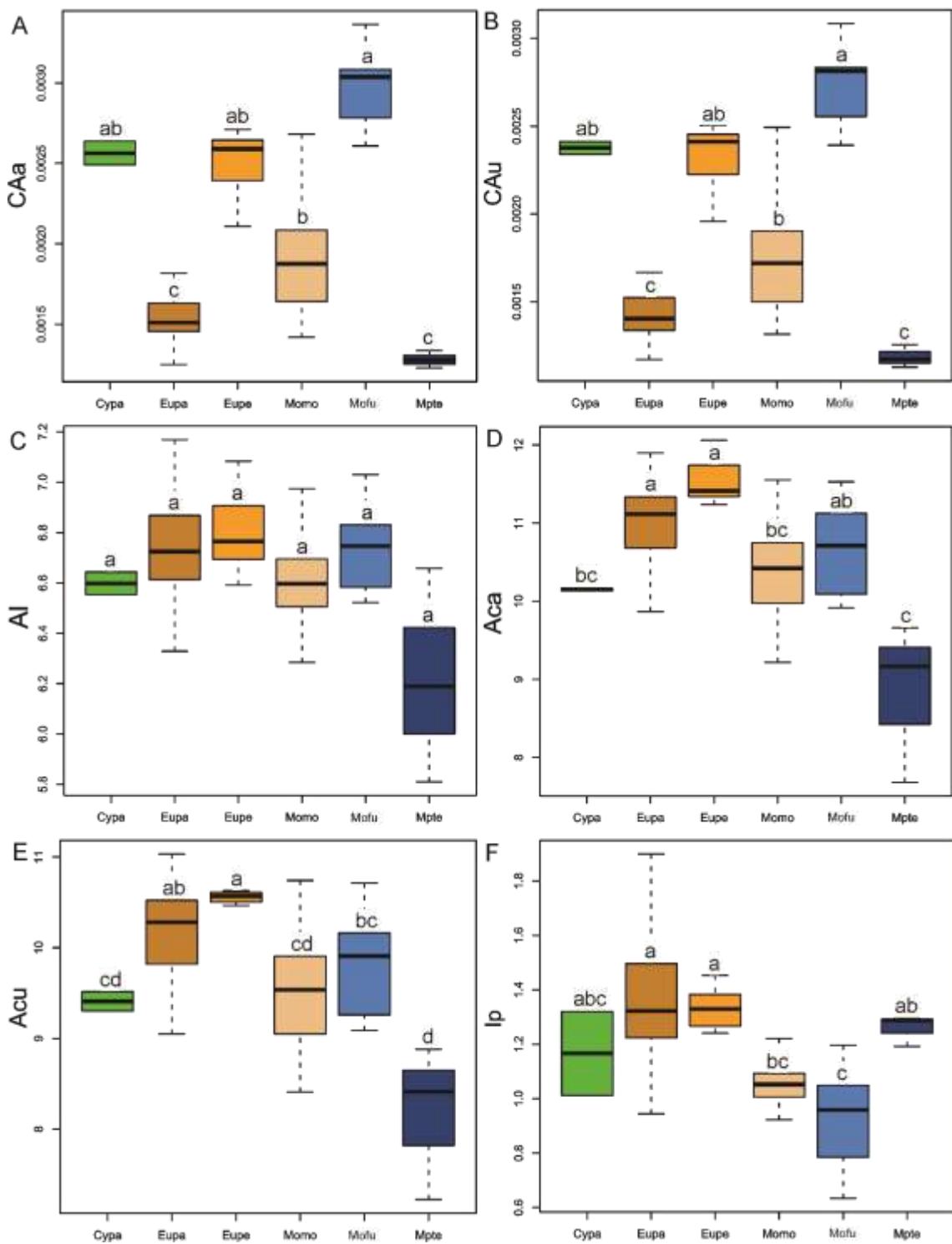
Los resultados obtenidos de la prueba de Kruskal-Wallis mostraron, en su mayoría, diferencias significativas entre especies (Tabla 3.4, Fig. 3.5, ver Apéndice 3.3, Tablas A3.3.2 a A3.3.8 para los valores y significancia de todas las comparaciones entre especies posibles). Para el caso de las cargas alares, incluyendo o no el uropatagio (i.e., CAu y CAa respectivamente), mostraron medianas similares entre sí, distinguiéndose en tres grupos con valores altos, bajos e intermedios (Fig. 3.5 A y B) que separan a: *M. fluminensis* con los valores más altos (a), *M. molossus* con valores intermedios (b) y a *Eumops patagonicus* junto a *Molossops temminckii* con valores más bajos (c). *Cynomops planirostris* y *E. perotis* se presentaron con valores no significativos respecto del grupo a y b. Del mismo modo, excepto por el índice de alargamiento Al (i.e., lineal), los dos tipos de alargamientos cuadráticos (i.e., Aca, y Acu), mostraron similitudes en las medianas resultantes para las especies. Para el caso del alargamiento lineal, no se mostraron diferencias significativas entre las especies (Fig. 3.5 C), mientras que para el cuadrático de la superficie (i.e., Aca, sin considerar el área del uropatagio) se distinguieron dos grupos: ambas especies del género *Eumops* con los valores más altos (a) y *Molossops temminckii* con los valores más bajos (c); ambas especies de *Molossus* y *C. planirostris* mostraron valores que no fueron significativamente diferentes a las demás (Fig. 3.5 D). Por otro lado, en el ACu (i.e., considerando el área del uropatagio), se observaron diferencias significativas para *Molossops temminckii* (presentó el menor alargamiento; d) y para *Eumops perotis*, que presentó el mayor (a); *Cynomops planirostris* presentó valores iguales a los de *Molossus molossus* (Fig. 3.5 E).

En todos índices de alargamiento, los diagramas de cajas y bigotes sugieren que los insectívoros de vuelo rápido poseen mayor carga alar que el único insectívoro de vuelo lento. Sin embargo, el análisis de Kruskal-Wallis muestra una diferenciación dentro del primer grupo, a veces en forma de gradiente. Finalmente, el índice de punta de ala (Ip), indicó dos grandes grupos, donde *Molossus fluminensis* presentó los valores más bajos (c), significativamente diferentes al resto de las especies, y ambas especies de *Eumops* se destacaron por los valores más altos (a). Las especies restantes mostraron valores intermedios (Fig. 3.5 F).

**Tabla 3.4.** Resultados de prueba *post hoc* del Test de Kruskal-Wallis para los índices de aerodinámicos.

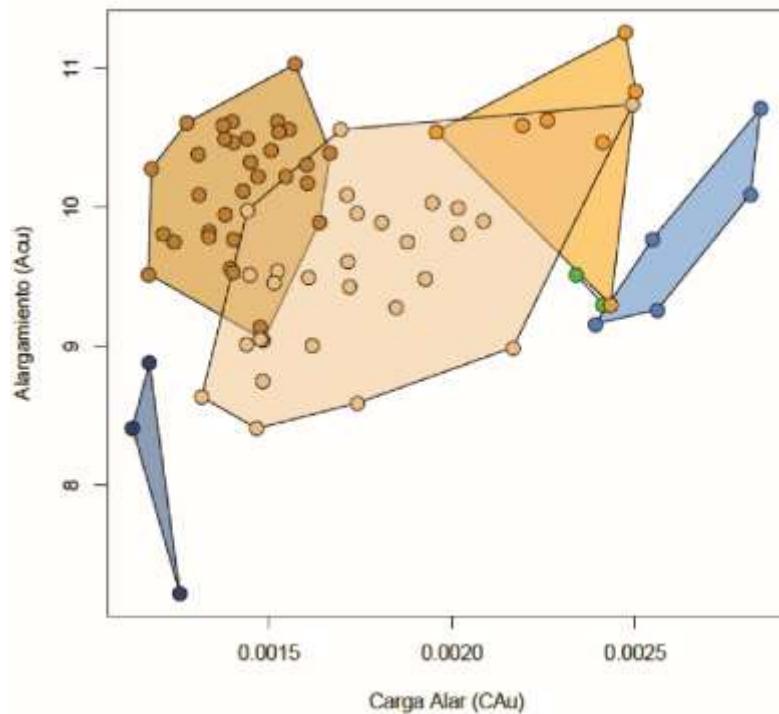
Índice	$\chi^2$	p-valor
CAa	54,0592	2,04E-10
CAu	52,8498	3,61E-10
AI	15,7982	0,0074
Aca	33,1887	3,45E-06
Acu	35,3275	1,29E-06
Ip	43,2515	3,29E-08

Referencias: Chisq, valor de test de Chi cuadrado, CAa, carga alar sin considerar el uropatagio, CAu, carga alar considerando el uropatagio, AI, alargamiento lineal, Aca, alargamiento cuadrático de la superficie alar, Acu=, alargamiento cuadrático, Ip, índice de punta de ala.



**Figura 3.5.** Diagramas de caja y bigotes para los índices de parámetros aerodinámicos. A, carga alar sin considerar el uropatagio (CAa); B, carga alar considerando el uropatagio (CAu), C, alargamiento lineal (AI), D, alargamiento cuadrático de la superficie alar (Aca), E, alargamiento cuadrático (Acu), F, índice de punta de ala (Ip). Referencias: para cada parámetro se muestran la mediana y bigotes representan el rango. Las letras indican las comparaciones de Kruskal-Wallis. Los colores y abreviaturas por especie son los siguientes: ●Cypa, *Cynomops planirostris*, ●Eupa, *Eumops patagonicus*, ●Eupe, *Eumops perotis*, ●Mofu, *Molossus fluminensis*, ●Momo, *Molossus molossus*, ●Mpte, *Molossops temminckii*.

El morfoespacio aerodinámico, definido por las variables de carga alar y alargamiento (véase Witton 2008), permitió diferenciar las especies de alargamiento y carga alar altos de aquellas de alargamiento y carga alar bajos (Fig. 3.6). Además, evidenció la diferencia funcional entre ambos tipos de vuelos caracterizados en relación su menor superposición. El extremo de variación lo presentó *Molossops temminckii* con carga alar y alargamientos bajos, mientras que el resto de las especies se encontraron presentando valores que en general se encontraron en posiciones intermedias de valores alargamiento, pero con cargas alares altas. La estrategia de forrajeo de *M. temminckii* se corresponde con áreas cerradas (parches de montes con presencia de obstáculos) que constituyen entornos complejos, mientras que en las especies restantes se observó una variación desde entornos complejos con obstáculos (e.g., *Cynomops planirostris*) a otros con ausencia completa de los mismos (e.g., *E. perotis* como caso extremo concordante con vuelos de gran altura en espacios abiertos).



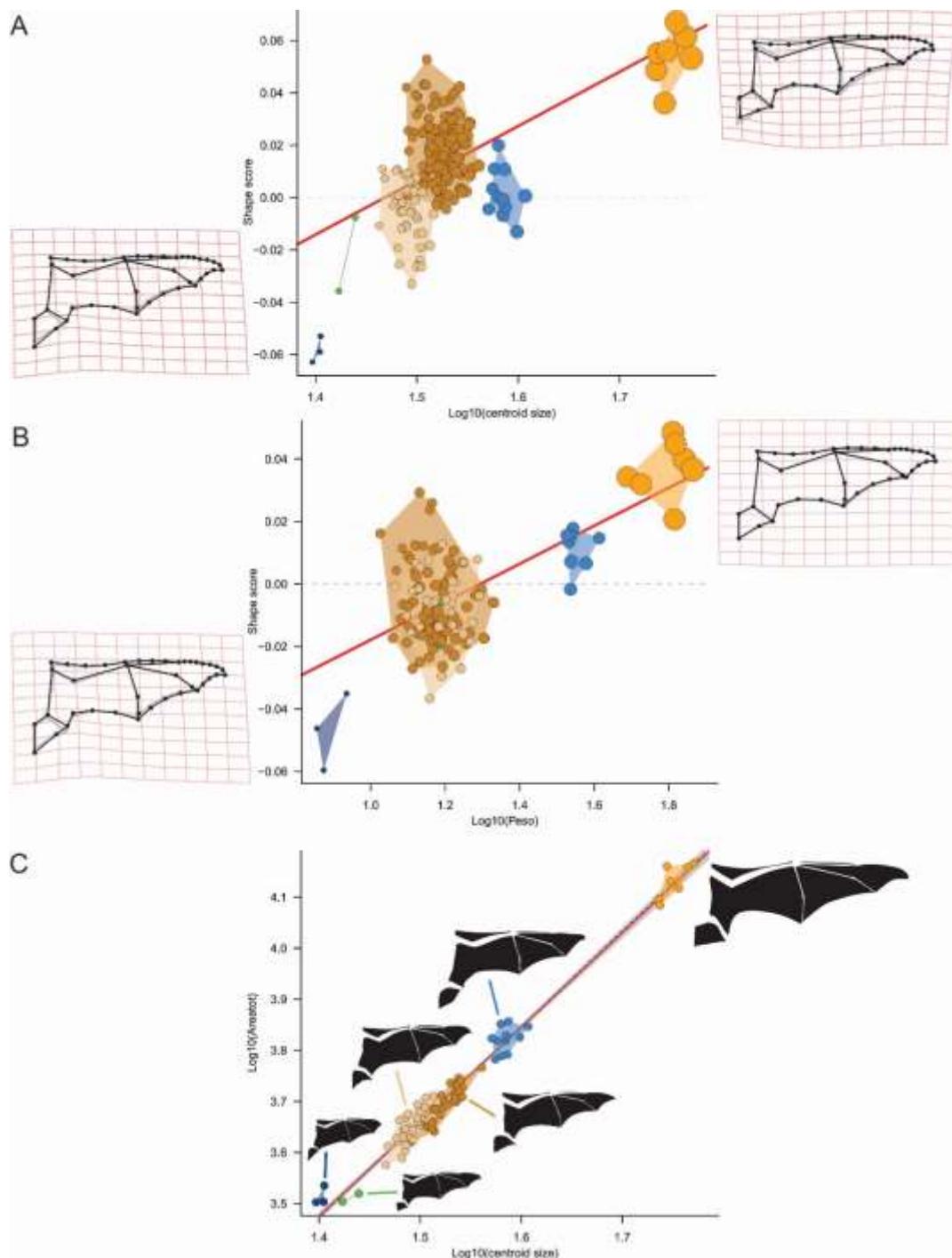
**Figura 3.6.** Morfoespacio aerodinámico definido por las variables de carga alar y alargamiento incluyendo el uropatagio. Referencias: los puntos dispersión están en colores para cada especie: ● *Cynomops planirostris*, ● *Eumops patagonicus*, ● *Eumops perotis*, ● *Molossus fluminensis*, ● *Molossus molossus*, ● *Molossops temminckii*. Grilla de deformación exagerada tres veces: en color gris el promedio general de la forma.

### 3.3.3 Análisis multivariados de forma

*Alometría.* Ambas regresiones de las configuraciones de *landmarks* contra el tamaño del centroide (CS) y el peso resultaron significativas, indicando cambios de figura asociados a cambios de tamaño. En la primera, el CS explicó un 7,2% de la variación en figura (suma de cuadrados totales = 0,3259) y las especies se ubicaron en un gradiente desde las más pequeñas en los valores negativos hacia más grandes en los valores positivos del eje y (puntaje de figura o *shape score*) (Fig. 3.7A). En general las especies tuvieron un buen ajuste a la recta de regresión. El análisis de las configuraciones de *landmarks* contra el logaritmo del tamaño del centroide mostró en el extremo positivo de la recta a *Eumops perotis*, ampliamente separado del resto de las especies mostrando una morfología caracterizada por un mayor alargamiento alar y al menor desarrollo del uropatagio. Entre valores intermedios se ubicaron *Molossus fluminensis*, *Molossus molossus* y *Eumops patagonicus*. Mientras que todos los ejemplares de *Cynomops planirostris* y *Molossops temminckii* se ubicaron por debajo del eje de variación, indicando que poseen alas más cortas en relación a lo esperado por su peso.

Por otro lado, en la regresión de las configuraciones de *landmarks* contra el logaritmo del peso explicó un 6,86% de la variación total de figura (suma de cuadrados totales = 0,223) y mostró a las especies *C. planirostris*, *M. molossus* y *E. patagonicus* superpuestas, ocupando el mismo espacio de sobre la recta (Fig. 3.7 B), esto indica que las tres especies no poseen diferencias en relación al peso, pero mayor disparidad en términos de figura. La relación de peso similar de *C. planirostris*, *M. molossus* y *E. patagonicus* mostró diferencias en relación al tamaño ya que estas se encontraron en este caso separadas a lo largo de la recta. Sin embargo, la tendencia de *E. patagonicus* de una dispersión por encima de la recta se mantuvo y esto fue principalmente dado por un menor desarrollo del uropatagio en comparación con las demás especies.

En el análisis de SMA de la relación entre los logaritmos en base 10 de la superficie alar y al tamaño del centroide (Fig. 3.7 C), todos los coeficientes resultaron significativos. Se obtuvo un coeficiente de determinación muy elevado ( $R^2= 0,978$ ;  $F= 3869,126$ ;  $p$ -valor <0,0001) y una pendiente de  $1,8696 \pm 0,06$  (intervalo de confianza del 95%). La prueba de isometría indicó una tendencia alométrica negativa significativa ( $F= 11923,95$ ;  $p$ -valor <0,0001), es decir, la especie más grande *Eumops patagonicus* mostró valores de área total del ala proporcionalmente menores a la esperada para su tamaño del centroide. Esto pone de manifiesto que si bien el tamaño del centroide puede ser un buen predictor del área del ala, se observan diferencias relacionadas al tamaño.



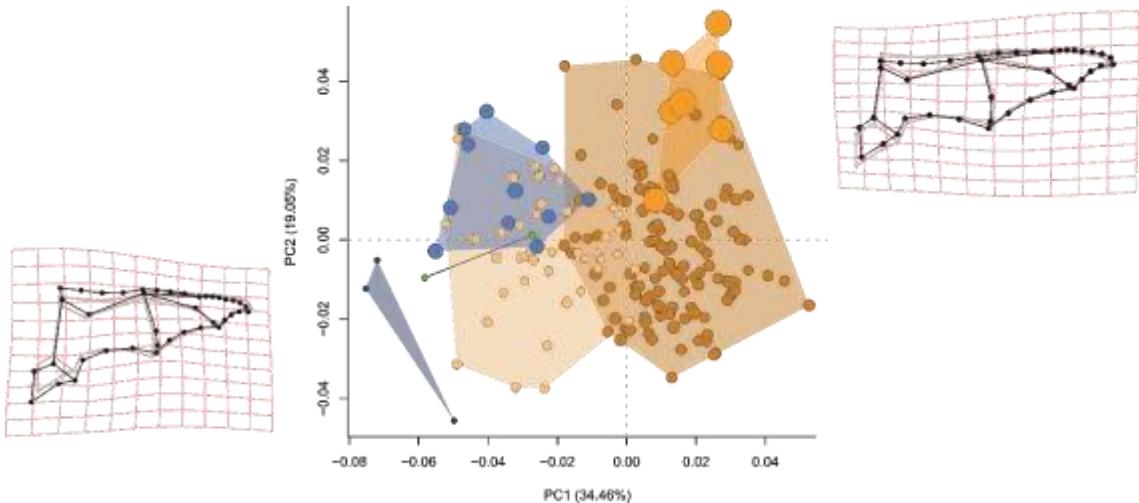
**Figura 3.7.** Análisis de regresión multivariada para las seis especies de murciélagos molósidos. A, regresión de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) coordenadas de Procrustes (*shape scores*) vs. peso transformado logarítmicamente, B, regresión de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) coordenadas de Procrustes (*shape scores*) vs. tamaño de centroide transformado logarítmicamente. C, regresión de coeficiente de alometría del eje mayor estandarizado (SMA) área total del ala transformada logarítmicamente vs. tamaño de centroide transformado logarítmicamente. Referencias: los puntos dispersión están en colores para cada especie: ● *Cynomops planirostris*, ○ *Eumops perotis*, ● *Eumops patagonicus*, ● *Molossus fluminensis*, ○ *Molossus molossus*, ● *Molossops temminckii*. Grilla de deformación exagerada tres veces: en color gris el promedio general de la forma.

**Variación multivariada de la forma.** Los dos primeros componentes principales (PC 1 y 2) explicaron ca. 54% de la varianza (Fig. 3.8) y mostraron información relacionada con los cambios

de forma y tamaño de las alas. Estos cambios se dieron, principalmente, en relación a diferencias en la extensión de las membranas del uropatagio, propatagio y dactilopatagio menor. Separando hacia el extremo negativo de ambos ejes a la especie de menor tamaño (i.e., menor alargamiento y carga alar) *Molossops temminckii* y en sentido opuesto a *Eumops perotis* la especie de mayor tamaño (i.e., mayor alargamiento y carga alar) dentro del ensamble. Las especies *Molossus molossus* y *E. patagonicus* se expandieron ampliamente y en posición intermedia del morfoespacio, pero mostrando diferencia entre ambas en relación a la ocupación del PC1, en cambio las restantes especies si presentaron diferencias en relación al PC2. El segundo cuadrante estuvo ocupado por *Molossus fluminensis* y *Cynomops planirostris* muy cercanos, pero con una tendencia de esta última a ocupar el cuadrante doble negativo.

El primer componente (PC1) representó el 34,46% de la varianza, presentando hacia el extremo de valores negativos un chiropteropatagio más redondeado en el extremo de la punta de ala, con una proporción de tamaño similar al de los patagios del brazo, una mayor extensión del propatagio y un uropatagio más amplio. Mientras hacia el extremo de valores positivos alas de chiropteropatagio más alargado, principalmente en relación a la mayor amplitud del dactilopatagio mayor, mayor extensión del plagiopatagio en relación al propatagio y un uropatagio menos desarrollado. Por otro lado, el segundo componente (PC2) explicó el 19,05 % de la varianza, y mostró un gradiente de formas desde valores negativos con alas terminadas en punta, borde del propatagio más recto, cuerda media más grande, con mayor extensión del plagiopatagio y pecho más angosto, mientras hacia los valores positivos un ala curvada en dirección al borde de fuga, un plagiopatagio con una curvatura del borde posterior más pronunciada, menor cuerda media y ancho del pecho.

El tercer y cuarto componente explicaron un porcentaje menor de la varianza del 16% (PC3: 10,37%, PC4: 5,5%). Los cambios de forma estuvieron relacionados a patagios de la porción del brazo del ala de más anchos a más angostos desde extremos positivos a negativos del PC4 y a chiropteropatagios de más anchos a más angostos desde los extremos positivos a negativos del PC3 (para gráficos de PC3 y PC4 y sus respectivos cambios de forma y tamaño ver Apéndice 3.3, Fig. A3.2.1). En el morfoespacio definido por dichos componentes, segregó a *M. temminckii* en el cuarto cuadrante y todas las restantes especies estuvieron superpuestas y cercanas ocupando una gran extensión del morfoespacio.



**Figura 3.8.** Análisis de componentes principales (PCA) para las seis especies de murciélagos molósidos. Diagrama de dispersión de los scores a lo largo de los dos primeros componentes principales (PC1 y PC2). Referencias: el tamaño de los puntos hace referencia al tamaño del centroide y en colores se distinguen cada especie: ● *Cynomops planirostris*, ● *Eumops patagonicus*, ● *Eumops perotis*, ● *Molossus fluminensis*, ● *Molossus molossus*, ● *Molossops temminckii*. Grilla de deformación exagerada tres veces: margen izquierdo inferior, extremo negativo del PC1; margen derecho superior, extremo positivo del PC1; en color gris el promedio general de la forma.

### 3.3.4. Alometría multivariada estática y evolutiva de los patagios

#### 3.4.1. Análisis de alometría estática

Los resultados de las pruebas de alometría multivariada no arrojaron diferencias entre las tendencias obtenidas en los coeficientes recortados y no recortados, excepto para *Eumops patagonicus* donde para el área del uropatagio se obtuvo una tendencia isométrica en los coeficientes recortados y una tendencia alométrica negativa para los no recortados. Dada esta alta correspondencia, en adelante se presentarán los resultados de los valores resultantes de los coeficientes recortados (Ver Tabla 3.5, para los no recortados ver Apéndice 3.3 Tabla A3.3.9).

En todas las especies el dactilopatagio mayor y el plagiopatagio tuvieron una tendencia alométrica negativa, al contrario del dactilopatagio menor donde la tendencia fue positiva. Para los demás patagios se presentaron diferencias entre las especies, para el caso del dactilopatagio medial fue negativa para *E. patagonicus* y *Molossus molossus* pero isométrica para *Molossus fluminensis* y *Eumops perotis*. El propatagio por otro lado presentó una tendencia negativa en ambas especies de *Molossus*, positiva para *E. perotis* e isométrica para *E. patagonicus*. El área del uropatagio resultó isométrica en ambas especies del género *Eumops* pero mostró una tendencia negativa para las de *Molossus*.

**Tabla 3.5.** Resultado por especies del análisis de alometría multivariada de la superficie de los patagios intraespecífica considerando los resultados recortados (i.e., con el conjunto de *pseudovalores* de *Jackknife* más pequeños eliminados).

Especies	Variable	Ci	S	ls-ic	li-ic	Tend	des.iso
<i>Eumops patagonicus</i>	DI	-0,0134	0,0176	-0,1084	0,0817	-	-0,4216
	DII	0,1175	-0,0126	-0,0139	0,2489	-	-0,2907
	DIII	1,0320	-0,0312	0,9676	1,0965	+	0,6238
	PI	-0,0874	0,0524	-0,2172	0,0424	-	-0,4957
	Pr	0,2216	-0,0664	0,0175	0,4257	iso	-0,1867
	Ur	0,2362	-0,0149	-0,0327	0,5052	iso	-0,1720
<i>Eumops perotis</i>	DI	-1,1224	0,6706	-2,0155	-0,2294	-	-1,5307
	DII	-0,5306	0,4763	-1,7777	0,7166	iso	-0,9388
	DIII	2,4087	-0,8916	1,9283	2,8891	+	2,0005
	PI	-1,2384	0,6623	-1,6949	-0,7818	-	-1,6466
	Pr	2,1889	-0,8712	1,5878	2,7901	+	1,7807
	Ur	0,4865	-0,0336	-0,7225	1,6954	iso	0,0782
<i>Molossus fluminensis</i>	DI	0,1780	0,0013	0,1084	0,2475	-	-0,2303
	DII	0,3356	-0,0048	0,2338	0,4374	iso	-0,0727
	DI	0,9373	-0,0083	0,8814	0,9933	+	0,5291
	PI	0,0470	0,0004	-0,0463	0,1404	-	-0,3612
	Pr	0,0703	-0,0046	-0,0360	0,1766	-	-0,3379
	Ur	0,0755	0,0046	-0,1278	0,2788	-	-0,3327
<i>Molossus molossus</i>	DI	0,0199	0,0066	-0,0356	0,0754	-	-0,3883
	DII	0,1928	-0,0077	0,1091	0,2766	-	-0,2154
	DIII	0,9700	-0,0082	0,9216	1,0184	+	0,5618
	PI	0,1417	-0,0113	0,0463	0,2370	-	-0,2666
	Pr	0,1249	-0,0154	0,0366	0,2132	-	-0,2834
	Ur	0,1863	0,0004	0,0277	0,3449	-	-0,2219

Referencias: DI, dactilopatagio mayor, DII, dactilopatagio medial, DIII, dactilopatagio menor, PI, plagiopatagio, Pr, propatagio, Ur, uropatagio, Ci, coeficiente insesgado (i.e., valor generado por el remuestreo *Jackknife* de primer orden); S, sesgo (i.e., diferencia entre el coeficiente insesgado y observado); li-ic, límite inferior del intervalo de confianza; ls-ic, límite superior del intervalo de confianza. Se consideró un 95% como intervalo de confianza para cada coeficiente de alometría; des.iso: representa la resta del valor esperado bajo isometría al coeficiente insesgado; Tend, tendencia: es la tendencia alométrica de cada variable que resulta en: iso, isometría; (-), alometría negativa y (+), alometría positiva.

La comparación angular no mostró diferencias entre las trayectorias representadas por coeficientes multivariados de alometría, obtenidos tanto con valores de coeficiente recortados como sin recortar para las distintas especies consideradas. En la mayoría de los casos los valores entre ambos conjuntos de datos se mostraron similares y con *p*-valores significativos. Salvo por las comparaciones de *Eumops perotis* con las dos especies de *Molossus*, esto puede deberse en parte a las diferencias entre el número de especímenes comparados para ambas especies.

Respecto a las comparaciones entre especies, se obtuvieron los ángulos más bajos (<15°) y por lo tanto mayor similitud en la trayectoria alométrica entre las especies de *Eumops patagonicus* y *Molossus molossus* y entre *M. molossus* y *M. fluminensis*, un ángulo de ca. 21° entre *E. patagonicus* y *M. fluminensis*. Los valores de ángulos más altos (>57°) y por lo tanto mayor

diferencia entre las trayectorias alométricas se obtuvieron entre *E. perotis* y *M. fluminensis* Tabla 3.6). Para los resultados de los coeficientes no recortados ver Apéndice 3.3. Tabla A3.3.8.

**Tabla 3.6.** Comparación angular entre los coeficientes obtenidos para las especies incluidas en los análisis de alometría multivariada intraespecífica.

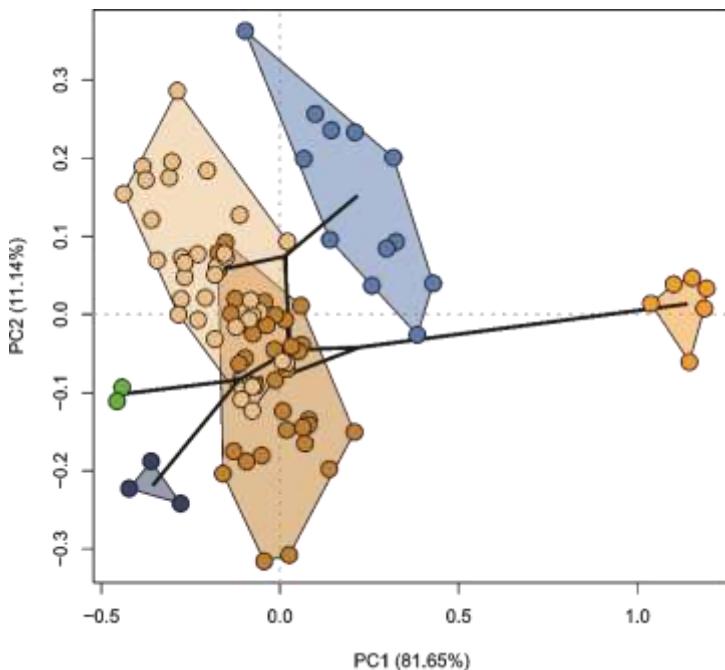
Comparaciones	Eupa vs. Eupe	Eupa vs. Momo	Eupa vs. Mofu	Eupe vs. Momo	Eupe vs. Mofu	Momo vs. Mofu
ángulo radianes	0,6872	0,2516	0,3750	0,8911	1,0119	0,2610
ángulo grados	39,3725	14,4155	21,4884	51,0575	57,9756	14,9534
p-valor	0,0208	0,0002	0,0012	0,0653	0,1104	0,0002

Referencias: Eupa, *Eumops patagonicus*; Eupe, *Eumops perotis*; Momo, *Molossus molossus*; Mofu, *Molossus fluminensis*.

### 3.4.2. Análisis de alometría evolutiva

El PCA definido por las componentes de variaciones de áreas de los patagios de las especies de molósidos del ensamble estudiado, indicó que el porcentaje de varianza explicada por los primeros dos componentes fue superior al 90% (el PC1 con ca. 80% y el PC2 con ca. 11%). El método de la vara partida indicó que debía retenerse solo el primer componente, donde todas las variables presentaron coeficientes positivos. La variable que presentó mayor carga en el PC1 fue el dactilopatagio menor (0,60) y las que menos contribuyeron fueron el propatagio y el uropatagio (ambas con 0,34). En el PC2, en cambio, las variables presentaron tanto valores de carga positivos como negativos, siendo las de mayor contribución el dactilopatagio menor (-0,72) hacia los valores negativos y el propatagio y uropatagio hacia los positivos (0,54 y 0,34 respectivamente) (para ver todos los valores de las cargas para cada componente consultar Apéndice Tabla A3.3.11). Este segundo componente se asocia a un gradiente general de mayor desarrollo de las áreas del propatagio y dactilopatagio menor hacia los valores positivos y un mayor desarrollo del propatagio y uropatagio hacia valores negativos.

En el filomorfoespacio la especie que mostró la rama más alejada fue *Eumops perotis* que se ubicó hacia los valores positivos del PC1 y se correspondió a una mayor extensión de los patagios mientras las restantes especies presentaron ramas más cortas que se ordenaron hacia valores negativos del PC1. Por otro lado, ambas especies de *Molossus* presentaron ramas muy cercanas ubicadas hacia los valores positivos del PC2, mientras que en relación opuesta *Cynomops planirostris* y *Molossops temminckii* presentaron ramas cercanas y ubicadas hacia los valores negativos. La especie *Eumops patagonicus* fue la que se ubicó más cercana al ancestro común (Fig. 3.9).



**Figura 3.9** Morfoespacio y filomorfoespacio del análisis de Componentes Principales teniendo en cuenta la superficie de los patagios y su variación interespecífica. Referencias: los colores y abreviaturas por especie son los siguientes: ● *Cynomops planirostris*, ● *Eumops perotis*, ● *Eumops patagonicus*, ● *Molossus molossus*, ● *Molossus fluminensis*, ● *Molossops temminckii*.

En cuanto al análisis alométrico de las áreas de los patagios calculados sobre los contrastes filogenéticos independientes, no se observaron diferencias entre las tendencias obtenidas en los coeficientes recortados y no recortados. Ambos análisis mostraron una tendencia isométrica para todos los coeficientes de las áreas de los patagios a nivel evolutivo. Los coeficientes obtenidos tienen valores que guardan una estrecha correspondencia con las cargas obtenidas de los PCA (compárese los valores de la Tabla 3.7 con el Apéndice Tabla A3.3.11). Cuando se repite este análisis utilizando la media por especies se obtienen los mismos resultados (i.e., isometría evolutiva multivariada para todos coeficientes).

**Tabla 3.7.** Resultado por especies del análisis de alometría multivariada de la superficie de los patagios interespecífica considerando los resultados recortados (i.e., con el conjunto de *pseudovalores de Jackknife* más pequeños eliminados).

Variable	Ci	S	ls-ic	li-ici	Tend	des.iso
Dactilomayor	0,4171	-0,0043	0,4029	0,4313	Iso	0,0088
Dactilomedial	0,4076	-0,0058	0,3669	0,4484	Iso	-0,0006
Dactilomenor	0,5270	-0,0117	0,3939	0,6601	Iso	0,1188
Plagiopatagio	0,4269	-0,0108	0,3755	0,4783	Iso	0,0187
Propatagio	0,3409	0,0001	0,2389	0,4429	Iso	-0,0673
Uropatagio	0,4073	-0,0153	0,3468	0,4679	Iso	-0,0009

Referencias: Dactilomayor, dactilopatagio mayor, Dactilomedial, dactilopatagio medial, Dactilomenor, dactilopatagio menor, Ci, coeficiente insesgado (i.e., valor generado por el remuestreo *Jackknife* de primer orden); S, sesgo (i.e., diferencia entre el coeficiente insesgado y observado); li-ic, límite inferior del intervalo de confianza; ls-ic, límite superior del intervalo de confianza. Se consideró un 95% como intervalo de confianza para cada coeficiente de alometría; des.iso: representa la resta del valor esperado bajo isometría al coeficiente insesgado; Tend, tendencia: es la tendencia alométrica de cada variable que resulta en: iso, isometría; (-), alometría negativa y (+), alometría positiva.

### 3.4. Discusión

#### 3.4.1 Facultad y desempeño del vuelo

Las observaciones de campo de los sitios y de actividad de los murciélagos respondieron a las predicciones realizadas, sobre el rol del tamaño de las especies y el uso diferencial del espacio. A pesar de la similitud morfológica entre algunos taxones de vuelo rápido, los mismos se encontraron compartiendo ambientes e incluso refugios. Estas observaciones generales fueron consistentes con otros estudios de murciélagos, que señalan especializaciones en el uso del hábitat en especies simpátricas y morfológicamente similares (Grindal & Brigham 1999, Patriquin & Barclay 2003, Loeb & O'Keefe 2006).

En este capítulo se combinaron diferentes parámetros aerodinámicos de las alas de seis especies de molósidos y diferentes técnicas de análisis para caracterizar ecomorfológicamente la organización y ambientes de forrajeo de dicho ensamble. Se observó que el comportamiento de los índices arrojó resultados consistentes entre sí cuando se los analizó con o sin la inclusión del uropatagio, aunque en términos generales fueron más informativos cuando este último estuvo presente. Asimismo, se pudieron inferir diferentes facultades aerodinámicas para las especies coexistentes, que muestran una gran variación interna en los insectívoros de vuelo rápido, cuyo agrupamiento en una única categoría pareciera representar una sobre simplificación de la diversidad aerodinámica del ensamble. Esta diversidad no se alcanza solo con una variación general de la morfología alar, sino que también en las proporciones de cada una de las membranas que constituyen la superficie de sustentación, principalmente del uropatagio, propatagio y dactilopatagio menor. Norberg (1972), indicó que los cambios en las membranas de la mano aumentan la rigidez y reducen las demandas de potentes músculos y dedos gruesos, resultando en una menor masa del ala. En el borde de ataque (i.e., parte anterior del ala) la membrana del propatagio resultó ser proporcionalmente más ancha en el murciélago *Molossops temminckii* (i.e., ala ancha y bajo alargamiento). Esta membrana puede ser controlada por el pulgar y por la pronación de la mano y consecuentemente funcionar como un “flap”. Los “flaps” de borde de ataque de las aeronaves permiten ángulos más altos de ataque cuando vuelan a baja altitud y velocidad, y resultan en coeficientes de sustentación más altos (Norberg 1972).

Las alas de murciélagos con vuelos maniobrables se caracterizan por formar perfiles aerodinámicos de gran curvatura, que resultan eficientes en vuelos a baja velocidad; una mayor curvatura del perfil (i.e., comba) resulta en una mejor sustentación. Además, se produce una comba principalmente por la flexión del primer y quinto dígito, así como también por inclinación hacia abajo del dactilopatagio menor (membrana entre el segundo y tercer dígito). En este contexto,

cuando se baja el pulgar se inclina el propatagio (de adelante hacia abajo) y resulta en una contracción del músculo *occipito-pollicalis*, que se extiende a lo largo del borde de ataque de estas membranas (Norberg 1972). Una baja velocidad de vuelo se asocia con rasgos como mayor cuerda media, mayor superficie alar y baja carga alar, que resultan favorables en la ejecución de giros cerrados en espacios estrechos (Norberg 1972). En este sentido, *Cynomops planirostris* y *Molossops temminckii* poseen una morfología con rasgos que les permitiría una alta maniobrabilidad. Esto nos permite pensar, que a pesar de que *C. planirostris* es conocido por presentar comportamientos de búsqueda de presas en vuelos rápidos y espacios abiertos, podría también forrajar en espacios con presencia de obstáculos.

En general, la estructura del hábitat condiciona o limita la morfología; por ejemplo, las alas largas resultan poco prácticas en áreas con grandes cantidades de obstáculos (Iriarte-Díaz et al. 2002). En cambio, un vuelo más rápido, como el de las restantes especies de gran capacidad de penetración, se relaciona con una alta carga alar y alargamientos, favorables para el forrajeo en ambientes abiertos. Para el caso de *Molossus molossus*, que posee mayor área alar para su masa (i.e., distribución del peso a lo largo de las superficies de sustentación), estas características compensarían el peso permitiendo giros más rápidos (i.e., tienen mayor ángulo de giro), junto con aumentos en la curvatura media que favorecen la sustentación y una menor propulsión dada por una mano más corta y redondeada en relación a otras especies de vuelo rápido. Esto se corresponde con lo descripto por Swartz et al. (2003) sobre los parámetros que condicionan reducciones en el radio de giro, como las indicadas para las especies de vuelo lento. Así mismo las especies de vuelo lento pueden lograr altas aceleraciones de balanceo a pesar de los momentos de inercia bajos cuando la masa del ala se concentra distalmente debido a cambios en los dactilopatagios y plagiopatagios (Thollesson & Norberg 1991).

En relación a la membrana del brazo, fueron evidentes los cambios de superficie, principalmente en especies del género *Eumops*, dados por las diferentes curvaturas presentes en el borde posterior del plagiopatagio (i.e., borde de fuga) y consecuentes cambios en los valores de carga alar para las especies. Por otro lado, el índice de punta de ala señaló una gran variación en el extremo distal para todas las especies estudiadas, con valores que se asociaron tanto a formas puntiagudas como redondeadas. Esta región permite los movimientos de empuje (i.e., propulsión) y su variación refleja diferentes capacidades de flexión por parte de los individuos dentro de la especie.

En cuanto a los cambios observados en el uropatagio, estos tuvieron correspondencia con los aumentos de extensión de las membranas del brazo y de la mano. En general, en los estudios de aerodinámica de murciélagos, el área de la cola resulta incluida en las mediciones del área total del ala (Aldridge 1987, Norberg & Rayner 1987, Rhodes 1995, Salsamendi et al. 2005). En los

molósidos, el área del uropatagio es reducida en comparación a otras familias de murciélagos como en el caso de Vespertilionidae, Emballonuridae, Noctilionidae, Mormoopidae, Thyropteridae y en algunas especies carnívoras (Marinello & Bernard 2014). Esta membrana es conocida por incrementar la resistencia de la zona de la cola, aumentando el costo energético del vuelo, y en general, tiene una relación inversa a la cargar alar (i.e., mayor área del uropatagio, menor carga alar; Swartz et al. 1996). Por todo esto, los murciélagos con extremidades posteriores largas y áreas del uropatagio grandes tienen mejor control de vuelo, debido a que esta membrana tiene implicancias en relación a los cambios rápidos de dirección y además puede contribuir a la captura de insectos en vuelo (Gardiner et al. 2011). En consecuencia, se esperaría que en las especies de molósidos que presentan una mayor extensión del uropatagio, como las del género *Molossops* y *Cynomops*, esta área del ala resulte significante en comparación a las especies de los géneros *Eumops* y *Molossus*, donde resultó ser isométrica o alométrica negativa. Sería interesante que futuros estudios puedan comparar y cuantificar este aspecto, haciendo hincapié en su potencial efecto relacionado a vuelos maniobrables y lentos.

En términos de rendimientos energéticos, las morfologías asociadas a los tipos de vuelos de las especies de molósidos estudiadas, podrían estar respondiendo a diferentes demandas del medio y a relaciones de costos/beneficios de las estrategias de vuelo específicas. En relación a esto, Rayner (1979) y Norberg (1987) señalan que la eficacia del vuelo es relevante para el *fitness* de los murciélagos (i.e., supervivencia) y que por lo general alas estrechas y de baja carga alar son más eficientes en términos energéticos.

Por otro lado, cuando la velocidad se reduce, el soporte del peso se vuelve más exigente, lo que en muchos casos es compensado con aumento de la superficie alar y consecuente sustentación (i.e., elevación; Norberg 1972). Además de los rasgos morfológicos que favorecen el aumento del coeficiente de sustentación (ver arriba) se reconocen otros rasgos comportamentales, por ejemplo: ángulos de ataque, recorrido del ala durante el aleteo y el uso de vórtices de borde de ataque (Norberg 1972, Laitone 1997, Muijres et al. 2008, Von Busse et al. 2012). Los movimientos de las alas cambian continuamente de velocidades lentes a altas, moviéndose desde una posición arriba y detrás del hombro, a una posición por debajo y delante del hombro durante la carrera descendente, generando una curva elíptica en vista lateral (Von Busse et al. 2012). Mientras que bajas velocidades, el ala muestra un plano de carrera más horizontal, a mayor velocidad cambia de posición a uno más vertical; estos cambios están asociados con una disminución en el ángulo de inclinación del cuerpo y el consecuente aumento de la velocidad (Hedenstrom & Johansson 2015). La envergadura alar durante la carrera ascendente es menor en comparación a la carrera descendente a bajas velocidades (Norberg 1972). En consecuencia, las especies que podrían forrajar en entornos vegetados (i.e., *Molossops temminckii* y *Cynomops planirostris*) deberían

poder realizar vuelos más maniobrables y volar a bajas velocidades, lo que implicarían mayores costes energéticos.

### 3.4.2 Análisis multivariados de forma

Los análisis de regresión permitieron separar aquellas especies de alto alargamiento y carga alar de aquellas de bajo alargamiento y carga alar, en relación a la componente de figura de la morfología del ala. En la recta de regresión (Figura 3.7), *Molossops temminckii* se caracterizó por un menor alargamiento, peso y mayor superficie del ala total (dada también por el uropatagio más desarrollado), en relación a su vuelo más maniobrable que el del resto de las especies. En el extremo opuesto del morfoespacio se encontró *Eumops perotis*, que se caracterizó por una morfología en relación a su vuelo más rápido y alto. Entre estos dos extremos se observó un gradiente de las restantes especies que se correspondió a una combinación de tamaños y cargas alares altas, excepto *E. patagonicus* que presentó valores de carga alar más bajos.

El tamaño del centroide de la configuración de landmarks analizadas resultó ser un buen predictor de la superficie alar. Sin embargo, la alometría negativa observada señaló que las especies con mayor tamaño de centroide poseen menor superficie que la esperada bajo una relación isométrica. Comparando las rectas de regresión y los índices, se pudo ver que los cambios de forma en especies de pesos similares (i.e., *Cynomops planirostris*, *Eumops patagonicus* y *Molossus molossus*) compensan los valores de carga alar. Es evidente, de esta manera, que las diferencias de los valores de carga alar entre las especies superpuestas se deben a diferencias en la forma y tamaño del ala, principalmente en relación a la superficie total y a la extensión del uropatagio.

Los análisis de PCA mostraron un ordenamiento diferencial de las especies en el morfoespacio, que se relacionó con distintas estrategias de vuelo. La estructura funcional del ensamble estuvo principalmente influenciada por el tamaño de las especies y por otras características morfológicas, como las diferencias en la extensión de los patagios de las alas. La segregación morofuncional se dio, principalmente, en un gradiente interespecífico que respondió a un efecto del tamaño. Las especies de menor tamaño, *Cynomops planirostris* y *Molossops temminckii*, se ubicaron en los extremos negativos del PC1 y PC2, seguidas por un gradiente de especies de tamaños intermedios, *Eumops patagonicus* y *Molossus molossus*, seguidas de *M. fluminensis*, mientras que la más grande, *E. perotis*, se ubicó en el extremo opuesto. Resultados similares se han reportado para ensambles de murciélagos patagónicos (Giménez & Giannini 2017), donde otras especies de vespertiliónidos y molósidos también respondieron a un patrón de segregación dentro del morfoespacio, dado por diferencias de tamaños y en menor medida por otras características aerodinámicas (e.g., carga alar y alargamiento). Numerosos trabajos señalan

que el tamaño es un factor clave e influyente en aspectos de la biología de los murciélagos, como el comportamiento de vuelo, descanso, fisiología y ecolocalización, entre otros factores (e.g., Aldridge & Rautenbach 1987, Barclay & Brigham 1991, Fenton & Bogdanowicz 2002, Kunz et al. 2003). Así mismo, Giménez y Giannini (2016a) sugirieron que los efectos del tamaño, junto con la historia y morfología funcional, impulsaron la evolución de los murciélagos molósidos neotropicales y facilitaron la coexistencia de estas especies.

### 3.4.3 Estrategias de vuelo y hábitos alimentarios

Como se mencionó en el Capítulo introductorio, los hábitos tróficos de los murciélagos y la anatomía alar están en estrecha relación con la selección de ítems dietarios, ya que esto depende en gran medida del rendimiento del vuelo y estilos de forrajeo (ver Barclay & Brigham 1991, Swartz et al. 2003, Ranivo & Goodman 2007). En general, y de acuerdo con los rasgos anatómicos craneomandibulares, las especies de molósidos fueron caracterizadas por una selección de ítems dietarios en relación a su tamaño, donde especies más grandes podrían capturar una gama más amplia de tamaño de presas (i.e., de pequeñas a grandes), mientras que las pequeñas estarían restringidas a presas de menores dimensiones (Barclay & Brigham 1991, Swartz et al. 2003, Ranivo & Goodman 2007). El tamaño también se correlacionó con la fuerza de mordida, que en la mayoría de los casos aumentó en especies más grandes, generando así diferencias en la captura de ítems alimentarios (i.e., presas duras vs. blandas) (Aguirre et al. 2002). Esto es principalmente notorio entre especies con morfologías similares o que se encuentran dentro del mismo gremio trófico, donde un aumento de tamaño puede facilitar la divergencia dietaria (Aldridge & Rautenbach 1987).

En cuanto a los hábitos tróficos de las especies estudiadas, existen escasos registros de sus dietas en Argentina, incluyendo únicamente los registros de ítems consumidos por *Molossus molossus*, *Cynomops planirostris* y *Molossops temminckii* para las selvas de las Yungas en el noroeste del país. Para las tres especies se indica una dominancia de coleópteros y, en menor proporción, de otros insectos, como dípteros para *M. molossus* y lepidópteros tanto para *C. planirostris* como para *M. temminckii* (Urquiza et al. 2018, Gamboa Alurralde & Díaz 2021). En general, la bibliografía señala que los géneros *Eumops*, *Molossus* y *Cynomops* se alimentan principalmente de presas de exoesqueletos duros (Freeman 1979, 1981a y b, Swartz et al. 2003). Estas especies tienen rostros acortados, crestas sagitales y procesos coronoideos más desarrollados junto con cajas craneanas altas y anchas que aproximan la dentición a la articulación temporamandibular. Estas características le permiten un aumento en la fuerza de los músculos

masetero y temporal (Freeman 1979, Swartz et al. 2003, Santana et al. 2010). Las especies de *Cynomops* y *Molossus* son las más similares en cuanto a la morfología del cráneo, pero se diferencian por su tamaño y grado de desarrollo de las crestas sagitales y lambdoidales (Freeman 1981b).

En relación a estos aspectos, Giménez y Giannini (2016a) estudiaron la morfología craneomandibular de estas especies en Argentina, sugiriendo que el grado de superposición en el morfoespacio ocurre entre especies de tamaño pequeño a mediano. A pesar de que el tamaño de las especies tiene una correlación significativa con la selección de las presas, los murciélagos que utilizan la ecolocalización para detectarlas requieren de una cuidadosa interpretación de este patrón debido a factores limitantes que puede generar las llamadas de búsqueda (Giménez & Giannini 2016a). Particularmente, en relación a los efectos de velocidad de vuelo, la duración del pulso se asocia positivamente con el tamaño del cuerpo, mientras que los parámetros de frecuencia (frecuencia pico, tasa de repetición de pulso, frecuencia de batido de alas) se asocian de manera inversa al tamaño del cuerpo (Jones 1999). En este sentido, los murciélagos grandes como *Eumops perotis*, que vuelan rápido, emiten una señal de baja frecuencia de duración e intervalos largos (i.e., llamadas de búsqueda con bajas tasas de repetición), que limitan la detección y captura de presas pequeñas (Jones 1999). Por otro lado, *Molossus fluminensis* se caracteriza por producir llamadas de ecolocalización largas (12,3 ms), de banda estrecha (3,8 kHz) y muy extensas (desde 27,6-23,8 kHz) (Fenton et al. 1998). Para *Molossus molossus*, en cambio se señala un repertorio de mucha plasticidad en las llamadas, donde las llamadas de aproximación son las más largas, con bandas anchas, de mayor frecuencia y alcanzan valores muy altos (30,0-40 kHz) (Macías et al. 2009). De esta manera, contrariamente a las inferencias realizadas basadas únicamente en rasgos craneomandibulares, los murciélagos grandes podrían estar restringidos a presas grandes debido a las limitantes que presentan sus llamadas de búsqueda (i.e., su nicho real sería el de ítems dietarios grandes, en lugar de tener acceso a un rango amplio de tamaños de presas). Esto último, no excluye que estas especies recurran a estrategias de captura de presas pequeñas, o a las que estén disponibles en función a las condiciones del ambiente donde habitan, por lo cual sería interesante que en un futuro se enfoquen trabajos que integren aspectos ecológicos y morfológicos, en función de tener una idea más aproximada del nicho real para estas especies en los ambientes donde habitan.

Además, el diseño de las señales de búsqueda tiene una estrecha relación con las características de las presas (e.g., tamaños, velocidades) y la estructura espacial del hábitat de alimentación (Neuweiler 1983, 1989, 2000; Schnitzler & Kalko 1998). El registro de *Molossops temminckii* en áreas de vegetación con obstáculos (i.e., espacios desordenados) coincide con las observaciones de Willig (1985) que resaltan su comportamiento diferencial en relación otros

molósidos y que se corresponde con el tipo de ecolocalización descrito para la especie. Sus llamadas de búsqueda son caracterizadas como inusuales, con una modulación ascendente de frecuencia vs. tiempo; en consecuencia, la frecuencia aumenta asintómicamente en pulsos largos y altos al acercarse a una presa (Guillén-Servent & Ibáñez 2007). Esto lleva a los requerimientos de llamadas que le permitan dimensionar la estructura del paisaje y al mismo tiempo detectar sus presas. Además, a diferencia de las otras especies estudiadas, *M. temminckii* posee orejas muy separadas; este rasgo es considerado típico de vespertiliónidos y se relaciona con estrategias de vuelos lentos y más maniobrables (Smith & Starrett 1979, Freeman 1981a, Norberg & Rayner 1987).

Las relaciones y caracterizaciones de las diferentes estrategias de forrajeo en función a la coexistencia de las especies estudiadas lleva a plantearse una serie de preguntas como: ¿podría darse una relación de cooperativismo entre las especies morfológicamente muy similares que comparten refugios, como *Eumops patagonicus* y *Molossus molossus*? ¿podrían estas especies estar compitiendo por el recurso o trabajando en conjunto para maximizar su estrategia de caza de presas? ¿los recursos disponibles son suficientes para que ambas especies se alimenten dentro de los mismos sitios? ¿la facultad de poder hacer diferentes giros corresponderían a comportamientos de caza específicos?. Estos planteos se encuentran con la dificultad de establecer relaciones claras entre la morfología del vuelo y la dieta, debido a la limitada información que hay respecto a la ecología alimentaria para muchas especies. Además, la mayoría de los trabajos no contemplan la disponibilidad y abundancia de presas que podrían estar presente en los sitios de forrajeo (Brigham et al. 1992, Jones 1995, Waters et al. 1995). En relación a los comportamientos colaborativos, existen trabajos que señalan las ventajas selectivas de la vida en grupos, y los beneficios que pueden brindar en aspectos vinculados a la alimentación individual en murciélagos (Wilkinson 1992, 1995). En los mismos, se señala que las especies podrían intercambiar información sobre los sitios de alimentación y colaborar en estrategias de forrajeo conjuntas (Wilkinson & Boughman 1998, Kerth et al. 2001).

### 3.4.3 Alometría multivariada estática y evolutiva de los patagios

El análisis de la alometría de las diferentes membranas alares indicó una diferente proporción entre ellas en las especies, siendo las que más varían las del dactilopatagio menor, el uropatagio y el propatagio. Como se mencionó anteriormente (ver sección 3.4.1), estas se relacionan con el control de la maniobrabilidad, el borde y ángulo de ataque del perfil alar durante el vuelo. Sin embargo, dado lo restringido del muestreo respecto la diversidad específica de la familia, los resultados respecto a la alometría evolutiva deben ser tomados como preliminares.

Aunque las comparaciones angulares parecen indicar una combinación de factores funcionales y de ancestralidad común respecto a las trayectorias alométricas de las áreas de las diferentes membranas del ala.

En este capítulo, se exploraron diferentes métodos para cuantificar la morfología y aspectos aerodinámicos del ala, incluyendo índices clásicos y técnicas de morfometría geométrica aplicadas sobre un ensamble en relación al tipo de vuelo y la toma/captura de las presas en los diferentes espacios. Estos datos se complementan con los de estudios ecomorfológicos previamente publicados sobre la relación morfológica del cráneo con la dieta y la ecolocalización. Estos métodos permitieron identificar patrones de variación morfológica de las alas, brindando aportes al conocimiento de la historia natural de las distintas especies insectívoras. Los hallazgos obtenidos concuerdan con numerosos trabajos que resaltan que la forma y, sobre todo, las diferencias en el tamaño de las alas es un buen indicador de los patrones de vuelo y estrategias de alimentación, en estrecha relación con el ambiente de forrajeo. Al mismo tiempo presentan evidencias de que la designación de gremios y grupos funcionales pueden tener variaciones que podrían estar influenciados por factores de coexistencia y características particulares del hábitat en donde se encuentran las especies. Los resultados obtenidos muestran una potencial divergencia dietaria y un uso diferencial del espacio, que pueden relacionarse a diversos factores del ambiente y biología de las especies (e.g., diferencias en la ecolocalización, estructura de vegetación). De esta manera, un estudio más exhaustivo de la relación e integración de la morfología craneomandibular y la morfología alar permitirán contrastar diferencias entre nicho fundamental y real, que se den por la integración de aspectos de las preferencias dietarias y correspondencia morfológica craneomandibular, tanto como del comportamiento de búsqueda de alimento y morfología alar en correspondencia con el hábitat de coexistencia de las especies. Este abordaje resulta uno de los primeros en utilizar tanto las técnicas de morfometría geométricas como la caracterización detallada de las áreas de cada patagio para murciélagos de Argentina. Si bien estas aproximaciones han sido ampliamente utilizadas para caracterizar elementos esqueléticos (Vizcaíno et al. 2006; 2011; Cassini et al. 2012; entre otros allí citados) hasta el momento habían tenido un uso limitado en evaluar los aspectos de la morfología externa como los que se han realizado en este capítulo

## CAPÍTULO 4. Diversidad ecomorfológica de ensambles de murciélagos del Nordeste de Argentina

---

*Ensambles de murciélagos y ecomorfología; grupos funcionales; gremios tróficos; variación morfológica interespecífica; aparato masticatorio; morfoespacios y dieta; segregación morfológica y funcional; composición y estructura de ensambles de quirópteros en las ecorregiones del Nordeste de Argentina.*

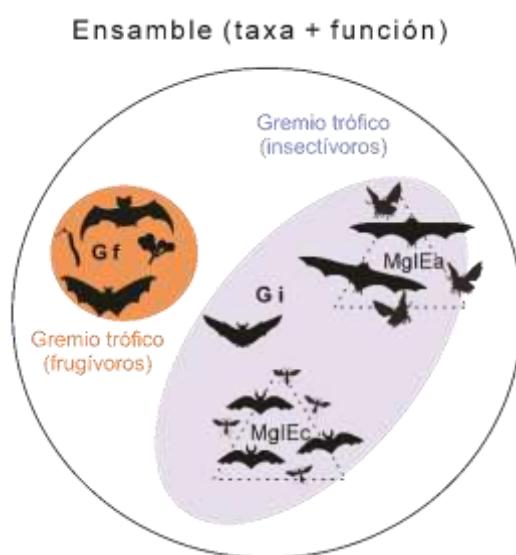
### 4.1 Introducción

Los murciélagos dominan numéricamente muchas comunidades ecológicas en áreas tropicales y subtropicales (e.g., Handley 1966, Robinson 1971). Desde hace mucho tiempo, en ecosistemas tropicales de América del Sur se han reconocido hasta más de 50 especies coexistiendo en algunos hábitats determinados (Koepcke 1987, Timm et al. 1989, Handley et al. 1991, Medellín 1993, Aguirre et al. 1996). Numerosos estudios han analizado los ensambles de murciélagos con el objetivo de describir su organización y comprender los mecanismos que determinan su estructura y composición (e.g., Kalko et al. 1996, Aguirre 2002, Aguirre et al. 2003, Sampaio et al. 2003). En general, las comunidades poseen patrones predecibles con respecto a su composición, variando desde regiones templadas (i.e., con recursos limitados y menos diversos), donde están casi únicamente conformadas por especies insectívoras, a entornos más tropicales (i.e., con recursos más complejos y diversos), donde existe una mayor riqueza específica y diversidad trófica. En estas últimas, el número de gremios tróficos aumenta de uno a no menos de seis (e.g., insectívoro, frugívoro, carnívoro, nectarívoro, piscívoro, sanguívoro) (Aguirre 2002). Morfológicamente, estos ensambles se han caracterizado por un predominio de especies muy similares, muchas veces estrechamente emparentadas, mientras sólo unas pocas poseen una mayor diferenciación (Findley & Black 1983, Fleming 1986b).

En la literatura de referencia sobre los aspectos ecológicos de los murciélagos, como en el caso de otros organismos, el uso de términos que describen las dimensiones de estudio para caracterizar los grupos de especies muchas veces tiene un uso indistinto (ver Monge-Nájera 2015). En ecología, el término “comunidades” ha sido descrito numerosas veces de maneras diferentes, teniendo en cuenta distintas escalas de estudio, espacial y temporal, así como las interacciones específicas y relaciones filogenéticas (Fauth et al. 1996). Entre otras definiciones, se encuentra la de Ricklefs (1990), que la considera como una asociación de especies interactuantes, caracterizada principalmente por la naturaleza de sus interacciones y el lugar

que ocupan. Su diversidad específica puede ser grande y consecuentemente compleja, donde pueden reconocerse varios niveles de organización ecológica (Fauth et al. 1996). Autores como Stroud et al. (2015) señalan que estos niveles han sido interpretados de diferentes maneras y plantean una revisión de estos conceptos y su uso en los distintos estudios ecológicos. Siguiendo las definiciones de Koch et al. (2019), los grupos de especies pueden caracterizarse por diferentes aspectos taxonómicos y funcionales (i.e., conjunto de gremios) definidos como ensambles.

En particular la mayoría de los estudios de ensambles de murciélagos agrupan a las especies en relación a los hábitos alimentarios (i.e., gremios tróficos) que conforman unidades con patrones similares en el uso de los recursos (Denzinger et al. 2018). Al mismo tiempo, las especies de murciélagos pertenecientes a un mismo gremio trófico pueden presentar especializaciones dietarias y diferir en los comportamientos de búsqueda de alimento, que consecuentemente son reconocidos como grupos funcionales (Root 1967, Capítulo 3) (Fig. 4.1). Estas agrupaciones pueden incluir especies cercanamente emparentadas con atributos comunes por descendencia (e.g., rasgos morfológicos) o estar compuestas por especies de diferentes linajes con atributos funcionales convergentes. Incluso, pueden presentar una combinación de ambos escenarios evolutivos entre las especies que los conforman.



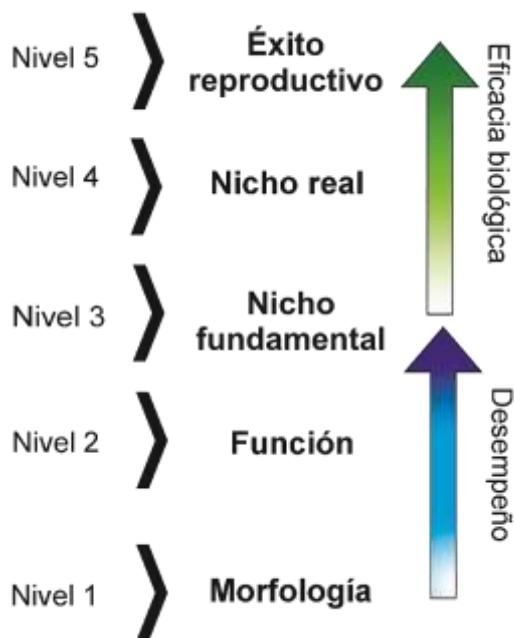
**Figura 4.1.** Dimensiones ecológicas del estudio de las comunidades. Referencias: Gf, gremio de murciélagos frugívoros (macrogremio o gremio trófico); Gi, gremio de murciélagos insectívoros (macrogremio o gremio trófico); MgIEa, microgremio forrajeadores de espacios abiertos (i.e., grupo funcional); MgIEc, microgremio insectívoros forrajeadores de espacios cerrados (i.e., grupo funcional).

Como se documentó en el Capítulo 1 (Introducción), las características de los aparatos tróficos son importantes en el consumo y utilización de recursos por parte de los murciélagos.

Algunos autores sugieren que especies con dietas similares muestran morfologías similares que han surgido de manera convergente (Freeman 1979, 1981a y b, Dumont 2007). En los estudios de diversidad morfológica de formas de cráneos y mandíbulas se puede distinguir entre la variación de tamaño y la de figura (*sensu* Vizcaíno et al. 2016). La evidencia en general señala que el factor más significativo es el tamaño, que permitiría por sí solo explicar la explotación que las especies hacen de distintos recursos alimentarios. Modificaciones en la figura sucederían principalmente cuando las diferencias de tamaño no son prominentes o cuando se solapan varios taxones de igual tamaño (e.g., Jarman 1974, Bodmer 1989, Vizcaíno 2000, Vizcaíno et al. 2004, 2011).

Existen numerosos reportes de la variación de los rasgos craneomandibulares en asociación a distintas estrategias alimentarias y en su mayoría destacan que la morfología del cráneo está más conservada (i.e., tiene una señal filogenética fuerte); como lo señalan Vizcaíno et al. (2016), esto puede deberse a que el cráneo posee una mayor cantidad de restricciones por estar asociado al desempeño de distintas funciones (e.g., protección del encéfalo, órganos de los sentidos y alimentación). Por otro lado, los dientes y la mandíbula estarían casi exclusivamente vinculados a la toma y procesamiento del alimento (Vizcaíno & Bargo 1998). Las relaciones entre rasgos craneomandibulares y dieta son conocidas por su gran importancia en la organización y equilibrio de las comunidades (MacArthur & Levins 1967, Abrams 1983). Los estudios que abarcan estos aspectos se sustentan en un supuesto que surge de comprender las interacciones entre organismos, basándose en la estrecha relación existente entre la ecología y la morfología de las especies (Leisler & Winkler 1985, Wainwright & Reilly 1994).

El valor adaptativo de una morfología particular dependerá del ambiente o contexto ecológico específico en el que el organismo esté desempeñándose (Montaña et al. 2014, Barr 2018). Asignar a un rasgo morfológico un carácter adaptativo implica hipótesis en diferentes niveles: los basales se ocupan de la asociación entre morfología y desempeño, mientras que los superiores contemplan el contexto ecológico y evolutivo de este sistema (Arnold 1983). Considerando a los organismos en su ambiente, dos dimensiones del nicho son las más relevantes para estudiar la relación entre la morfología y la ecología de una especie: la espacial y la trófica (Kovarovic et al. 2018) (Fig. 4.2).



**Figura 4.2.** Niveles propuestos por Arnold (1983) para poner a prueba la hipótesis de adaptación, detallando los gradientes de eficacia biológica y de desempeño contemplados. Figura modificada de Vizcaíno et al. (2016).

Para tener un conocimiento más detallado de la relación entre forma y función, resulta necesario estudiar tanto los rasgos morfológicos y caracteres ecológicos asociados, como la manera en que los nichos de los organismos se delimitan y las condiciones ambientales de su entorno (Bock 1994). Desde la ecomorfología se le asigna a la dieta un rol fundamental en la estructuración de ensambles; diferentes trabajos han buscado caracterizar las especies para encontrar patrones que relacionen morfología y ecología, considerando que la principal responsable de ellos es la evolución adaptativa (Bock 1990, Mendoza & Palmqvist 2006, Vizcaíno & Bargo 2021). Esta disciplina reconoce dos grandes enfoques: la ecomorfología de linajes y la de comunidades; ambas parten de la organización de un grupo de organismos o especies en un ecomorfoespacio. La primera analiza la influencia de la filogenia sobre dicha distribución, enfocándose en un grupo taxonómico y respondiendo preguntas sobre la convergencia de caracteres (Giannini & García-López 2014). La segunda busca caracterizar a especies que coexisten en un mismo hábitat, identificando patrones que vinculen rasgos morfológicos a rasgos ecológicos, independientemente de la composición taxonómica (Mendoza & Palmqvist 2006).

Numerosos estudios exploraron ensambles de especies desde un enfoque de ecomorfología de comunidades, incluyendo organismos hiperdiversos morfológicamente como

los murciélagos (Freeman 2000, Sánchez & Carrizo 2021, Villalobos-Chaves & Santana 2022 y otras referencias allí citadas). Principalmente, estos trabajos se han centrado en la descripción de factores que pueden actuar como fuerzas en las interacciones que estructuran a las comunidades, entre los que se incluyen la diversidad de gremios, la intensidad y tipos de interacciones interespecíficas, así como la abundancia y disponibilidad de recursos.

La tendencia a explicar los atributos morfológicos y adaptaciones como resultado de interacciones competitivas tuvo un gran apogeo hace algunas décadas, y aún siguen siendo utilizadas para interpretar la estructura de comunidades. Estas interacciones suponen que el uso diferencial de recursos alimentarios es uno de los principales factores que hacen posible la coexistencia de especies (Hutchinson 1957, 1959). Su paradigma establece que dos especies anatómicamente similares están probablemente vinculadas al consumo de recursos similares, condicionando a las mismas a competir con tal intensidad que resulte en la extinción local o a cambios morfológicos de una o ambas especies (i.e., consecuentemente diferir en el uso de recursos y/o la forma en que lo hacen). Todo esto ha llevado a predecir que la competencia por los recursos podría tener un rol primordial en la organización de los ensambles, debido a que una elevada semejanza morfológica refleja una similitud de nichos (Findley & Black 1983, Aldridge & Rautenbach 1987, Crome & Richards 1988, Willig & Moulton 1989, Arita 1997). Estos estudios proponen, en general, un límite a la similitud morfológica entre las especies coexistentes (Hutchinson 1959, Drake 1990, Huston 1994). Estas inferencias parten de una teoría que aborda la organización comunitaria, a través de la optimización morfológica, donde la selección natural impulsa atributos anatómicos divergentes entre las especies que coexisten (Hutchinson 1959, MacArthur & Levins 1967, Cody et al. 1975, Case & Sidell 1983). En estos casos, las especies simpátricas exhiben diferencias morfológicas interpretadas como una respuesta a minimizar la competencia interespecífica. La disimilitud ecomorfológica se puede medir a partir de una variedad de perspectivas, correspondiente al espectro de formas en que los efectos competitivos se manifiestan en una comunidad.

Otros trabajos, en cambio, establecen que la competencia estricta no suele ser relevante, sino que la estructuración de nichos depende de las características de los ambientes donde habitan las especies y sus grados de especialización frente a diferencias en los recursos disponibles (i.e., generalistas vs. especialistas). En este sentido, el estudio de diferentes regiones geográficas que vinculen la riqueza de gremios y la estructura morfológica de rasgos craneomandibulares puede contribuir a comprender cómo los factores ambientales afectan la diversidad trófica y funcional. En Argentina, algunos estudios ecomorfológicos de murciélagos

han realizado este tipo de exploraciones morfofuncionales en ensambles de especies insectívoras en Patagonia (ver Giménez & Gianinni 2011; 2016a y b; 2017). Sin embargo, hasta el momento estas aproximaciones aún no han sido exploradas para distintos gremios y tampoco en otras regiones del país, como las del nordeste.

#### 4.1.1 Los murciélagos del Nordeste de Argentina

En el Nordeste de Argentina (NEA), se encuentran registradas 47 especies de murciélagos (Barquez et al. 2020), las que representan un 70% de la quiropterofauna del país. Esta diversidad incluye cuatro de las cinco familias que se reconocen en el país, Noctilionidae (2 spp.), Phyllostomidae (14 spp.), Vespertilionidae (14 spp.) y Molossidae (17 spp.). Los molósidos constituyen la familia más especiosa de la región y los filostómidos cuentan con la mayor riqueza de géneros (véase lista de especies en el Apéndice 4.1). En cuanto a los hábitos tróficos, gran parte de las especies de la región, incluyendo todos los molósidos y vespertiliónidos, comparten una dieta insectívora (31 spp.). En segundo lugar, aparece la frugivoría, presente en algunas especies de filostómidos (10 spp.), que explotan este recurso. Otras dietas como las sanguívoras, nectarívoras y carnívoras se presentan en un número menor y exclusivo de especies (2 spp., 1 sp. y 1 sp. respectivamente), todas filostómidos. Por otra parte, la dieta piscívora es exclusiva de *Noctilio leporinus*, aunque *N. albiventris* (insectívoro de vuelo de arrastre) puede consumir peces ocasionalmente.

La mayor parte del conocimiento disponible para la región se encuentra restringido a la selva Paranaense que, después de las Yungas en el noroeste, representa una de las regiones con mayor diversidad de murciélagos para el país. El conocimiento de estas comunidades se basa, principalmente, en registros puntuales, (e.g., Barquez et al. 2011, Idoeta et al. 2015, Sánchez et al. 2019, Argoitia et al. 2021a), inventarios en provincias o localidades (e.g., Idoeta 2018, Argoitia et al. 2019, Barquez 2004, Argoitia & Collett 2021b, Argoitia et al. 2021c), patrones biogeográficos (e.g., Barquez et al. 2011, Sandoval et al. 2021), aspectos ecológicos de la dieta (e.g., Sánchez et al. 2012a y b), patrones reproductivos (e.g., Autino & Barquez 1994), parasitológicos (e.g., Autino et al. 2009, Di Benedetto et al. 2017) y zoonóticos (e.g., Torres et al. 2014). Estos estudios contribuyeron a la resolución de conflictos taxonómicos, la identificación de áreas de endemismo y diferentes aportes a la historia natural para las especies de la región. Sin embargo, pocos estudios incluyen descripciones centradas en ensambles

completos y las características ambientales donde se encuentran. Entre estos últimos se encuentran trabajos para ensambles en las ecorregiones de Iberá (Argoitia & Collett 2021b), Campos y Malezales (Idoeta 2018, Argoitia et al. 2021c) y Paranaense (Sánchez et al. 2012a y b).

En este capítulo se realiza una aproximación ecomorfológica a los ensambles de murciélagos del nordeste argentino, con los objetivos de: (i) describir los ensambles de murciélagos de distintas ecorregiones del NEA (Chaco Seco, Chaco Húmedo, Esteros del Íbera, Campos y Malezales y Paranaense) utilizando una aproximación ecomorfológica de comunidades; (ii) estimar la relación entre la variación morfológica de las especies y el uso diferencial de los recursos alimentarios; (iii) caracterizar los ensambles en función de la estructuración de los morfoespacios y analizar la correspondencia con variables ambientales. El propósito general es el de examinar las siguientes hipótesis: (i) las especies de murciélagos simpátricas del NEA difieren en sus requisitos ecológicos y esto se ve reflejado en las variaciones morfológicas de los aparatos masticatorios en las distintas ecorregiones; (ii) los gremios tróficos presentes en distintos ensambles del NEA varían en el grado de solapamiento/segregación, en relación a las condiciones ambientales de las ecorregiones estudiadas.

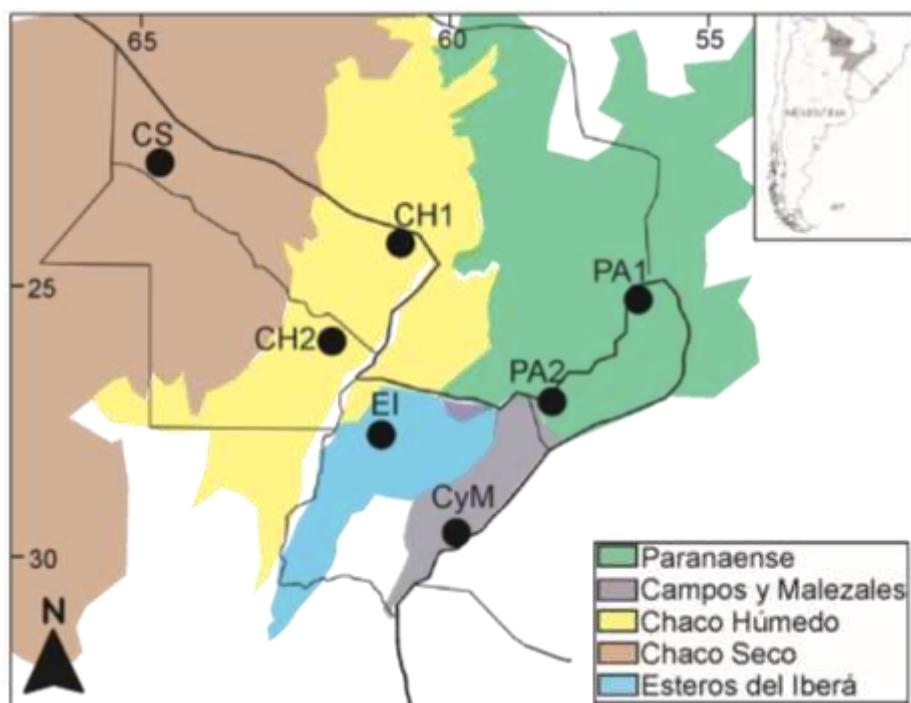
## 4.2 Materiales y métodos

### 4.2.1 Ecorregiones y ensambles de estudio

El Nordeste de Argentina (NEA) comprende las provincias de Formosa, Chaco, Corrientes y Misiones. Se caracteriza por la confluencia de siete ecorregiones: Chaco Seco, Chaco Húmedo, Delta e Islas del Paraná, Espinal, Campos y Malezales, Paranaense y Bosque Húmedo de Araucarias, donde las condiciones climáticas divergen y condicionan un paisaje característico para cada una (Olson et al. 2001). Además, dentro de esta región se encuentra uno de los humedales más importantes del mundo: los Esteros del Iberá, que muchas veces son considerados como una ecorregión separada debido a sus características ambientales (Burkart et al. 1999). Se estudiaron siete sitios dentro de cinco ecorregiones con datos conocidos de ensambles de murciélagos. Todas estas ecorregiones poseen una heterogeneidad ambiental que incluyen diversos hábitats en cada una. Teniendo en cuenta la vegetación dominante, cada ecorregión puede ser brevemente caracterizada de la siguiente manera: bosques xerófilos, apenas interrumpidos por pastizales y cardonales (Chaco Seco); un mosaico de esteros, pastizales y montes higrófilos (Chaco Húmedo); un conjunto de pastizales, sabanas, parches de bosques higrófilos y selvas en galería (Campos y Malezales); humedales con vegetación palustre y pastizales alternados con parches de bosques higrófilos (Esteros del Iberá) y selvas con grandes árboles (Paranaense). Una caracterización más detallada del clima y vegetación en cada ecorregión puede encontrarse en *RESOLVE Biodiversity and Wildlife Solution* (en <https://ecoregions.appspot.com/>) y para Esteros del Iberá en Neiff (2004).

Los sitios de estudio fueron elegidos en función del esfuerzo de muestreo, optando por aquellos que hubiesen sido relevados en más de una ocasión y con distintas técnicas y cuyas comunidades pudiesen ser consideradas como relativamente bien conocidas. Así, se tomaron como referencia un sitio en cada ecorregión, salvo para la Selva Paranaense y Chaco Húmedo que fueron estudiadas a partir de dos sitios. Entre los sitios estudiados se encuentran: Parque Nacional Formosa (CS, Chaco Seco, suroeste de Formosa -23.89113, -61.85226); Parque Nacional Chaco (CH-1, Chaco Húmedo-1, noreste de Chaco -26.65223, -59.61748); Parque Nacional Río Pilcomayo (CH-2, Chaco Húmedo-2, noroeste de Formosa -24.81803, -58.21036); Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros (CyM, Campos y Malezales, sureste de Corrientes -29.110278, -56.932500); Parque Nacional Mburucuyá (EI, Esteros del Iberá, noroeste de Corrientes -27.90740, -57.99179); Parque Nacional Iguazú (PA-1, Paranaense-1,

noroeste de Misiones -25.67037, -54.46511); Reserva Natural Privada Osununú-Teyú Cuaré (PA-2, Paranaense-2, suroeste de Misiones -27.281644, -55.581494) (para ver la ubicación de los sitios ver Fig. 4.3). Los listados de especies para cada sitio (Tabla 4.1) fueron tomados de la bibliografía y seleccionados considerando su mayor volumen de información disponible en relación a otros sitios (i.e., presentan un esfuerzo de muestreo más exhaustivo). Estos incluyeron trabajos de estudios generales para Argentina y la región, junto con algunos puntuales para determinados sitios y de relevamientos de campo (Heinonen Fortabat & Chebez 1997, Barquez et al. 1999, Barquez et al. 2020, Argoitia et al. 2021c).



**Figura 4.3.** Provincias del nordeste argentino y puntos de ubicación de los sitios definidos para cada ecorregión de estudio. Referencias: los puntos y números indican las localidades tenidas en cuenta: CH1, Reserva Natural Formosa; Formosa; CH2, Parque Nacional Chaco, Chaco; CS, Parque Nacional Río Pilcomayo, Formosa; EI, Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes; CyM, Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros, Corrientes; PA1, Parque Nacional Iguazú, Misiones; PA2, Reserva Natural Osununú, Misiones.

**Tabla 4.1.** Especies de murciélagos presentes en cada ensamble del Nordeste de Argentina estudiado.

	CS RNF	CH1 PNRP	CH2 PNC	EI PNM	CyM RNPTC	PA1 PNI	PA2 RNO
<b>Noctilionidae</b>							
<i>Noctilio albiventris</i>							
<i>Noctilio leporinus</i>							
<b>Phyllostomidae</b>							
<i>Artibeus lituratus</i>							
<i>Artibeus planirostris</i>							
<i>Artibeus fimbriatus</i>							
<i>Carollia perspicillata</i>							
<i>Chrotopterus auritus</i>							
<i>Desmodus rotundus</i>							
<i>Glossophaga soricina</i>							
<i>Platyrrhinus lineatus</i>							
<i>Pygoderma bilabiatum</i>							
<i>Sturnira lilium</i>							
<i>Tonatia bidens</i>							
<i>Vampyressa pusilla</i>							
<b>Vespertilionidae</b>							
<i>Eptesicus furinalis</i>							
<i>Lasiurus blossevillii</i>							
<i>Lasiurus ega</i>							
<i>Histiotus velatus</i>							
<i>Myotis albescens</i>							
<i>Myotis nigricans</i>							
<i>Myotis riparius</i>							
<i>Myotis ruber</i>							
<i>Myotis simus</i>							
<i>Myotis sp.</i>							
<b>Molossidae</b>							
<i>Eumops patagonicus</i>							
<i>Eumops bonariensis</i>							
<i>Eumops perotis</i>							
<i>Molossops temminckii</i>							
<i>Molossops neglectus</i>							
<i>Molossus fluminensis</i>							
<i>Molossus molossus</i>							
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>							
<i>Tadarida brasiliensis</i>							
<b>Total de especies</b>	8	20	11	17	13	16	16

Referencias: RNF, Reserva Natural Formosa; PNRP, Parque Nacional Río Pilcomayo; PNC, Parque Nacional Chaco; PNM, Parque Nacional Mburucuyá; RNPTC, Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros; RNO, Reserva Natural Osununú; PNI, Parque Nacional Iguazú; CS, Chaco Seco; CH1 y CHA2, Chaco Húmedo; EI, Esteros del Iberá; CyM, Campos y Malezales; PA1 y PA2, Paranáense.

#### 4.2.2 Colecciones y especímenes revisados

Estudiamos la morfología del cráneo de 31 especies pertenecientes a las familias Noctilionidae (2 spp.), Phyllostomidae (12 spp.), Vespertilionidae (10 spp.) y Molossidae (9 spp.) presentes en las ecorregiones del Nordeste de Argentina consideradas. La muestra

comprende 707 especímenes, enumerados en el Apéndice A4.2, pertenecientes a cuatro colecciones en Argentina: Colección nacional de Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires (MACN-Ma); Colección Mamíferos de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes (CM-FaCENA), Colección Mamíferos Lillo, Tucumán (CML) y Colección de mamíferos del Instituto de Biología Subtropical y Facultad de Ciencias Químicas y Naturales, Misiones (CM-LGE). El bajo número de especímenes para algunas especies es consecuencia de la falta de series de ejemplares en colecciones para determinados lugares del nordeste del país, su ocurrencia marginal o su reciente descubrimiento en el área (e.g., *Glossophaga soricina*, *Desmodus rotundus*, *Histiotus velatus*, *Myotis simus*, *Nyctinomops laticaudatus*, *Tonatia bidens*, *Vampyressa pusilla*). Para maximizar el tamaño de las muestras a analizar, el número de individuos se completó agregando ejemplares de otras localidades en la misma ecorregión. Para unas pocas especies el número de especímenes fue complementado con ejemplares revisados en una colección en Brasil (Museu Nacional, Río de Janeiro; MN) y otra de Paraguay: (Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, San Lorenzo; MNHNP). Para el caso de *Molossops neglectus*, se tomaron medidas a partir de una foto del cráneo publicada para el sitio de estudio (espécimen: CML 02258, tomada de Barquez et al. 2020), utilizando el software ImageJ 1.50.e (Rasband 2018).

#### 4.2.4 Datos morfométricos craneomandibulares

Para cada espécimen se siguieron los mismos procedimientos y medidas descritas en el apartado 2.2.3 del Capítulo 2. Los datos morfométricos resultantes se trataron siguiendo los procedimientos descritos para la identificación de *outliers* en el apartado 2.2.4 del Capítulo 2. Se identificaron 30 especímenes con valores atípicos (i.e., *outliers*) en una o más de las variables morfométricas para varias de las colecciones y regiones estudiadas. La prueba de Rosner arrojó que 16 de las 37 variables presentaron algún valor atípico, siendo el largo del canino inferior (LCI) la más frecuente (para los especímenes y sus valores *outliers* de cada variable ver Apéndice 4.3). Los valores *outliers* identificados fueron eliminados y reemplazados posteriormente utilizando un análisis de Componentes Principales Bayesiano (BPCA; ver Arbour & Brown 2014, Fernandez Blanco et al. 2018) como fue descripto por Oba et al. (2003), utilizando la función *pca wrapper* del paquete *pcaMethods* versión 1.58.0 en R (Stacklies et al. 2007). Las estimaciones se realizaron a partir de los primeros cuatro componentes del BCPA por especie, independientemente del ensamble donde pertenecían, salvo para el caso de

*Vampyressa pusilla* donde se realizó a partir de los dos primeros componentes debido a que su muestra incluye solo dos especímenes. Este procedimiento también se utilizó para especímenes que se encontraban dañados, con el fin de alcanzar un tamaño muestral adecuado. La frecuencia y cantidad de medidas faltantes fue mayor en el cráneo que en mandíbula. El 25% (180/707) de la totalidad de especímenes muestreados presentó medidas faltantes. Considerando los ensambles por separado, las medidas faltantes para cráneo y mandíbula fueron diferentes para cada sitio: Chaco Seco 9,26 % (5/54), Chaco Húmedo-1 35% (46/131), Chaco Húmedo-2 22,22 % (14/63), Esteros del Iberá 28,8% (26/90), Campos y Malezales 19,54% (17/87), Paranaense-1 27,7% (40/144) y Paranaense-2 23,18% (32/138) (Tabla 4.2). Para gráficos de la distribución de medidas faltantes en cráneos y mandíbulas para el total de especies de cada ensamble ver Apéndice 4.4 Fig. A4.1 y 4.2.

**Tabla 4.2.** Cantidad de especímenes con medidas faltantes en cada ensamble del Nordeste de Argentina estudiado. Diferenciando por medidas de cráneo, mandíbula y total por especie.

Espece	Ensamble	N	CyM	C	M	Total
<i>Artibeus fimbriatus</i>	Chaco Húmedo-1	10	2	2	1	5
	Paranaense-1	11	2	1	1	4
	Paranaense-2	14	5	5	1	11
<i>Artibeus lituratus</i>	Paranaense-1	32	10	10	3	23
	Paranaense-2	23	3	3	1	7
<i>Artibeus planirostris</i>	Chaco Húmedo-1	7	1	1	0	2
<i>Carollia perspicillata</i>	Chaco Húmedo-1	5	0	0	0	0
	Paranaense-1	9	5	5	1	11
	Paranaense-2	6	0	0	0	0
<i>Chrotopterus auritus</i>	Chaco Húmedo-2	6	1	1	1	3
	Paranaense-1	7	0	0	0	0
	Paranaense-2	6	0	0	0	0
<i>Desmodus rotundus</i>	Chaco Húmedo-1	2	2	2	0	4
	Chaco Húmedo-2	3	0	0	0	0
	Chaco Seco	6	1	1	1	3
	Esteros del Iberá	3	1	1	1	3
	Paranaense-1	5	2	2	0	4
	Paranaense-2	3	1	1	0	2
<i>Eptesicus furinalis</i>	Campos y Malezales	8	0	0	0	0
	Chaco Húmedo-1	2	0	0	0	0
	Chaco Húmedo-2	2	1	1	0	2
	Chaco Seco	5	0	0	0	0
	Esteros del Iberá	5	2	2	0	4
	Paranaense-1	5	1	1	0	2
	Paranaense-2	5	1	1	0	2
<i>Eumops bonariensis</i>	Campos y Malezales	5	2	2	0	4
	Esteros del Iberá	5	2	2	1	5
<i>Eumops patagonicus</i>	Campos y Malezales	5	1	1	0	2
	Chaco Húmedo-1	5	0	0	0	0
	Chaco Húmedo-2	5	1	0	1	2

Espece	Ensamble	N	CyM	C	M	Total
	Chaco Seco	4	0	0	0	0
	Esteros del Iberá	6	1	0	1	2
<i>Eumops perotis</i>	Chaco Húmedo-1	16	11	10	2	23
	Chaco Húmedo-2	15	8	8	4	20
<i>Glossophaga soricina</i>	Paranaense-2	10	4	2	3	9
<i>Histiotus velatus</i>	Esteros del Iberá	5	2	2	2	6
<i>Lasiurus blossevillii</i>	Campos y Malezales	7	3	1	2	6
	Paranaense-2	8	0	0	0	0
<i>Lasiurus ega</i>	Campos y Malezales	4	0	0	0	0
	Chaco Húmedo-1	3	0	0	0	0
	Paranaense-1	2	0	0	0	0
<i>Molossops temminckii</i>	Campos y Malezales	7	0	0	0	0
	Chaco Húmedo-1	3	1	1	1	3
	Chaco Húmedo-2	4	1	1	1	3
	Chaco Seco	4	1	0	1	2
	Esteros del Iberá	4	0	0	0	0
	Paranaense-2	3	1	1	0	2
<i>Molossus fluminensis</i>	Campos y Malezales	5	0	0	0	0
	Chaco Húmedo-1	5	0	0	0	0
	Chaco Húmedo-2	5	0	0	0	0
	Chaco Seco	5	1	1	1	3
	Esteros del Iberá	6	3	1	2	6
	Paranaense-2	10	2	0	2	4
<i>Molossus molossus</i>	Campos y Malezales	3	1	0	1	2
	Chaco Húmedo-1	4	0	0	0	0
	Chaco Húmedo-2	3	1	1	0	2
	Chaco Seco	7	0	0	0	0
	Esteros del Iberá	4	1	1	0	2
<i>Myotis albescens</i>	Campos y Malezales	5	2	1	1	4
	Chaco Húmedo-1	6	4	3	2	9
	Chaco Húmedo-2	8	1	1	0	2
	Chaco Seco	20	1	1	0	2
	Esteros del Iberá	5	2	1	1	4
<i>Myotis nigricans</i>	Chaco Húmedo-1	7	1	1	0	2
	Chaco Húmedo-2	7	0	0	0	0
	Esteros del Iberá	6	3	3	0	6
	Paranaense-1	4	0	0	0	0
	Paranaense-2	6	1	1	0	2
<i>Myotis riparius</i>	Chaco Húmedo-1	12	9	9	1	19
	Esteros del Iberá	5	1	1	0	2
	Paranaense-1	10	3	3	0	6
<i>Myotis riparius</i>	Campos y Malezales	8	0	0	0	0
<i>Myotis ruber</i>	Campos y Malezales	5	2	0	2	4
	Chaco Húmedo-1	6	3	3	3	9
	Paranaense-1	6	2	2	1	5
<i>Myotis simus</i>	Chaco Húmedo-1	3	2	2	2	6
	Esteros del Iberá	3	1	1	1	3
<i>Myotis sp.</i>	Campos y Malezales	12	4	4	0	8
<i>Noctilio albiventris</i>	Chaco Húmedo-1	15	2	2	0	4
	Esteros del Iberá	11	2	2	0	4
<i>Noctilio leporinus</i>	Chaco Húmedo-1	2	0	0	0	0
	Chaco Seco	3	1	1	0	2
	Esteros del Iberá	2	1	1	0	2
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Paranaense-1	10	8	6	7	21
	Paranaense-2	9	6	2	4	12
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	Chaco Húmedo-1	9	6	6	0	12
	Paranaense-2	9	4	4	1	9
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	Paranaense-1	17	3	2	1	6

<b>Especie</b>	<b>Ensamble</b>	<b>N</b>	<b>CyM</b>	<b>C</b>	<b>M</b>	<b>Total</b>
<i>Sturnira lilium</i>	Paranaense-2	18	2	1	1	4
	Esteros del Iberá					
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Campos y Malezales	13	2	2	0	4
	Chaco Húmedo-1	10	1	1	0	2
	Chaco Húmedo-2	5	0	0	0	0
	Esteros del Iberá	11	1	1	0	2
	Paranaense-1	16	1	1	1	3
	Paranaense-2	9	1	1	0	2
<i>Tonatia bidens</i>	Esteros del Iberá	3	0	0	0	0
	Paranaense-1	5	2	2	0	4
<i>Vampyressa pusilla</i>	Paranaense-2	2	1	1	1	3

Referencias: CyM, cráneo y mandíbula; C, cráneo; M, mandíbula; n, cantidad de individuos de la especie tenidas en cuenta para cada ensamble.

#### 4.2.5 Gremios

De acuerdo con Vizcaíno et al. (2016), una de las primeras dificultades que enfrentan los estudios morfológicos y ecomorfológicos es el proceso de definir categorías y asignar a cada especie en una de ellas. En general los atributos sobre las que se definen no son mutuamente excluyentes y existen solapamientos en las actividades, comportamientos y roles biológicos, lo cual puede constituir un desafío cuando se estudia la correlación forma-función en relación a la alimentación y/o locomoción. Esta variedad de modos con los que un animal se alimenta y/o desplaza puede ser tan amplia que la clasificación se puede tornar sumamente detallada, al punto de terminar creando tantas categorías como animales se analizan (Oxnard 1984). En esta tesis todas las especies se clasificaron en gremios tróficos y funcionales (Tabla 4.3), tomados de la literatura y definidos por tres características: dieta, hábitat y tipo de forrajeo (Bonaccorso 1979, Kalko et al. 1996, Schnitzler & Kalko 1998). La primera característica describe los ítems dietarios predominantes en la dieta (e.g., artrópodos, frutas, polen, néctar, sangre o vertebrados), la segunda la complejidad del entorno acústico de la ecolocalización (i.e., presencia de obstáculos) y la última está relacionada con la búsqueda de alimento (i.e., tipos de vuelos).

Cabe señalar que de acuerdo con la diversidad de murciélagos estudiada, algunos gremios quedaron representados por una única especie (e.g., carnívoro, omnívoro, sanguívoro) mientras que otros representaron una mayor variación de hábitos existente para un determinado tipo de ítem alimentario (i.e., frugívoros e insectívoros) véase Tabla 4.3. Siguiendo este esquema de clasificación, algunas especies como por ejemplo *Glossophaga soricina* se clasificó como nectarívoro, a pesar de incluir otros alimentos como frutas e insectos en su dieta, ya que

esta categoría representa mejor la combinación de los aspectos funcionales relacionados con su dieta, hábitat y tipo de forrajeo (ver Heithaus et al. 1975, LaVal & Fitch 1977, Bonaccorso 1979). Del mismo modo, para *N. albiventris* una especie insectívora que consume peces ocasionalmente (Howell & Burch 1974, Ramírez-Fráncel et al. 2021), el uso de hábitat, sus técnicas y modos de forrajeo sobre el agua son similares a los que emplea el piscívoro *N. leporinus* (Kalko et al. 1998, Gonçalves et al. 2007). Por lo tanto se clasificaron ambas especies en la categoría pescador. De esta manera, se sigue un esquema de clasificación que representa la complejidad de cada gremio trófico y la diversidad presente en cada ensamble.

**Tabla 4.3.** Categorías de gremios tróficos y grupos funcionales de las especies de murciélagos analizados en este capítulo.

Gremio trófico	Gremio (grupo funcional)	Especies
Pescador	Pescador (de espacio abierto / vuelo de arrastre)	<i>Noctilio albiventris</i> <i>Noctilio leporinus</i>
Carnívoro	Carnívoro (de espacio cerrado / vuelo suspendido de caza sobre la tierra)	<i>Chrotopterus auritus</i>
Nectarívoro	Nectarívoro (de espacio muy cerrado / vuelo suspendido durante la alimentación de flores)	<i>Glossophaga soricina</i>
Frugívoro	Frugívoro de dosel (de espacio muy abarrotado / vuelo suspendido y de altura)	<i>Artibeus lituratus</i> <i>Artibeus planirostris</i> <i>Artibeus fimbriatus</i>
	Frugívoro de sotobosque (espacio muy cerrado / vuelo suspendido y de baja altura)	<i>Carollia perspicillata</i> <i>Vampyressa pusilla</i> <i>Pygoderma bilabiatum</i> <i>Platyrrhinus lineatus</i> <i>Sturnira lilium</i>
Sanguívoro	Sanguívoro (espacio muy desordenado / vuelo suspendido de caza sobre la tierra)	<i>Desmodus rotundus</i>
Omnívoro	Omnívoro (de espacio muy cerrados / vuelo lento y de baja altura)	<i>Tonatia bidens</i>
Insectívoro	Insectívoro de vuelo lento (de espacio desordenado / vuelo maniobrable)	<i>Eptesicus furinalis</i> <i>Myotis albescens</i> <i>Myotis riparius</i> <i>Myotis ruber</i> <i>Myotis nigricans</i> <i>Myotis simus</i> <i>Myotis sp.</i> <i>Molossops temminckii</i> <i>Molossops neglectus</i> <i>Histiotus velatus</i>
	Insectívoro de vuelo mixto (de espacio desordenado y/o abierto / tanto vuelo rápido como lento)	<i>Lasiurus ega</i> <i>Lasiurus blossevillii</i>
	Insectívoro de vuelo rápido (espacio abierto / vuelo rápido)	<i>Eumops patagonicus</i> <i>Eumops bonariensis</i> <i>Eumops perotis</i> <i>Molossus fluminensis</i> <i>Molossus molossus</i> <i>Nyctinomops laticaudatus</i> <i>Tadarida brasiliensis</i>

#### 4.2.6 Análisis ecomorfológicos

Cada ensamble se trató como una unidad de muestreo, con un tamaño muestral de entre 2 y 32 individuos por especie, que difirió para cada uno (el número de individuos para cada especie en los distintos ensambles están detallados en la Tabla 4.2).

Se emplearon Análisis de Componentes Principales (PCA, sigla de su nombre en inglés: “*Principal Component Analysis*”) para evaluar la variabilidad asociada a rasgos ecológicos (dietas) en los diferentes ensambles e identificar las principales fuentes de variación morfológica en cráneos y mandíbulas, a partir de matrices de covarianza. Se describió como se estructura la variación morfológica teniendo en cuenta los morfoespacios generados a partir de los PCAs, utilizando la variación intrínseca de la morfología para posteriormente delimitarlos incorporando la información cualitativa de las categorías de gremios. Los PCAs permiten calcular variables asociadas a ellos (i.e., volúmenes, solapamientos) que caracterizan a cada ensamble y, a su vez, posibilitan el estudio de su correspondencia con variables ambientales. Se realizaron los PCAs usando la función *princomp* en R 3.4.0 (R Core Team 2017), y su significancia individual (i.e., PC1, PC2, PC3, etc.) fue evaluada aplicando el método de la vara partida (en inglés, “*broken stick*”) mediante el paquete vegan 2.5-3 para R (Oksanen et al. 2020). Se utilizaron las variables con tamaño y forma estricta (figura *sensu* Vizcaíno et al. 2016); para obtener las últimas, para cada individuo se calculó la media geométrica de todas las medidas, luego se dividió cada variable por el tamaño. Al igual que los datos originales (i.e., medidas) estos cocientes fueron transformados a logaritmos en base 10 con anterioridad a los análisis, lo que se corresponde con la aproximación del logaritmo de los cocientes de forma (*log-shape ratios approach*) de Mosimann (1970).

Se realizó una comparación angular con el propósito de comparar si el segundo componente del PCA con tamaño presentaba una estructura similar al primer componente del PCA sin tamaño de cada ensamble, utilizando las funciones *angle.calc* y *angleTest* del paquete Morpho (Schlager 2017). Los ángulos entre ambos componentes se calcularon como el arcoseno del producto interno de las cargas de cada componente (ver Klingenberg & Marugán-Lobón 2013, Drake & Klingenberg 2008). Asumiendo que, si estos se muestran cercanos a 0, ambos componentes son similares y, consecuentemente, comparten un cambio de forma parecido (Cassini et al. 2017, Segura et al. 2017).

La información ecológica fue incorporada delimitando el morfoespacio ocupado por las especies de cada gremio trófico, formando un polígono por grupo. Se representó para cada ensamble un filomorfoespacio para tener en cuenta las relaciones filogenéticas entre los taxones estudiados utilizando el paquete phytools R v.1.0-1 (Revell 2012). La filogenia utilizada en este análisis se construyó a partir del árbol *Vertlife* (<https://vertlife.org/>; Upham et al. 2019); se obtuvo un subconjunto de 1000 árboles con los taxones representados en todos los ensambles del conjunto original de árboles que representan una filogenia fechada por nodo para 5911 taxones de mamíferos; se obtuvo un árbol consenso con largo de esos 1000 árboles usando la función *consensus.edges* del paquete phytools. Dentro de cada ensamble el árbol consenso fue podado mediante la función *drop.tip* del paquete ape v.5.5 (Paradis & Schliep 2019) y las ramas de los clados representando familias coloreados mediante la función *paintSubTree* del paquete phytools.

La segregación entre agrupaciones por gremios se probó a través de un análisis multivariado de varianza (MANOVA, sigla de su nombre en inglés: “*Multivariate analysis of variance*”) filogenético (fMANOVA), que tiene en cuenta que las especies no son eventos estadísticamente independientes, debido a la historia evolutiva compartida de las mismas (Garland et al. 1993, Paradis 2012). Esta aproximación, a su vez, requiere que exista más de una observación por nivel para la variable categórica (i.e., más de una especie con el mismo nivel), por lo que los grupos con pocos representantes (i.e., menos de dos especies por gremio por ensamble) fueron omitidos (e.g., carnívoros, nectarívoros, omnívoros y sanguívoros que están representados por una única especie en todos los ensambles).

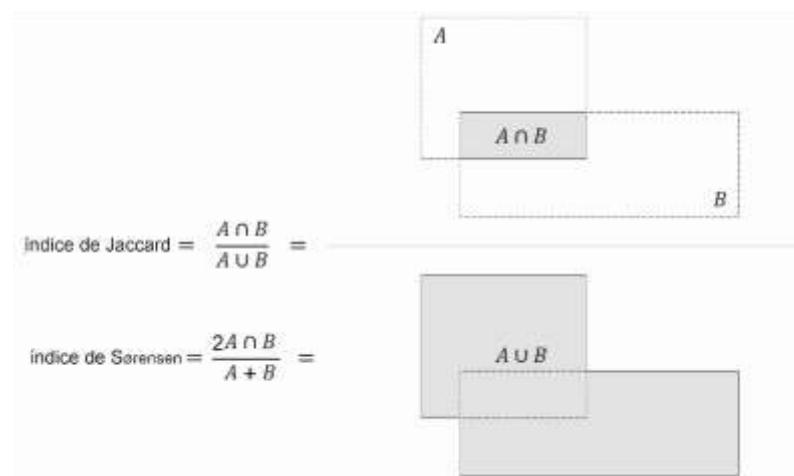
Para el fMANOVA se utilizaron las funciones *mvgls* y *manova.gls* del paquete mvMORPH R v.1.1.6 (Clavel et al. 2015). En este caso fue necesario realizar primero la media por especie; en segundo lugar, se ajustaron los datos a un modelo lineal multivariado filogenético con dos componentes en las variables con tamaño y de tres a cinco componentes como variables (ver abajo) y gremios como categorías ecológicas. El modelo lambda de Pagel se estableció para la estructura filogenética y se utilizó el método de logaritmo de verosimilitud (LL, sigla de su nombre en inglés: “*log likelihood*”) para ajustar el modelo de mínimos cuadrados generalizados (GLS, sigla de su nombre en inglés: “*Generalized Least Squares*”) (Clavel et al. 2019, Clavel & Morlon 2020).

En segundo lugar, se ejecutó un MANOVA general para probar la hipótesis nula ( $H_0$ ) de que no hay diferencias entre los gremios utilizando el estadístico de Pillai. En los casos donde se rechazó la hipótesis nula, se calcularon los contrastes para evaluar las diferencias entre grupos emparejados utilizando el estadístico lambda de Wilks ( $W$ ), incluyendo el argumento

“L” en la función *manova.gls* (i.e., un vector de contrastes para indicar qué comparación pareada debe probarse; repitiéndose para cada combinación de a pares posibles).

El fin de esta sección es caracterizar cada ensamble mediante variables que reflejen sus características y permitan comparar los rangos morfológicos ocupados en el morfoespacio por cada grupo en los siete ensambles estudiados. El solapamiento se estimó mediante cálculos de hipervolúmenes de la envolvente convexa mínima entre los grupos. Para esto se utilizaron la cantidad de componentes que se indicaron en el análisis de la vara partida, excepto en algunos casos de los análisis con tamaño (CT), donde el método seleccionó un solo componente, dado que para el cálculo del hipervolumen se necesitan al menos dos coordenadas para estimar el hiperespacio ocupado.

Los valores de solapamiento se obtuvieron utilizando los coeficientes de Jaccard y Sørensen del paquete R hypervolume 2.0.12 (Blonder & Harris 2019), como pares de grupos dietarios (A y B) (Fig. 4.4). También se calcularon dos fracciones (F1 y F2) para expresar las áreas de morfoespacio ocupada por los distintos gremios. La Fracción única 1 (F1), considerada como el volumen de área no solapada de A dividido el volumen total de A, y la Fracción única 2 (F2), como el volumen del área no solapada de B dividido el volumen total de B. Para estos análisis se emplearon las observaciones a nivel de especímenes e incluyeron todas las categorías de gremios presentes en cada ensamble, con la salvedad de aquellos representados por un único individuo.



**Figura 4.4.** Índices de Jaccard y Sørensen calculados para los grupos dietarios. Referencias:  $A \cap B$ , volumen de la intersección entre A y B;  $A \cup B$ , volumen de A y B;  $2 A \cap B$ , doble del volumen de la intersección entre A y B.

#### 4.2.7 Variables ambientales

La caracterización ambiental de los sitios estudiados para cada ecorregión fue realizada en base a información descargada para las localidades de referencias tomadas de *WorldClim* del período 1970-2000 (Fick & Hijimans 2017), versión 2 con 2.5 de resolución espacial (<https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>). Como principales indicadores de productividad primaria, se consideraron a la precipitación media anual (Lieth 1975, Hsu et al. 2012) y a la estacionalidad de las lluvias (coeficiente de variación). Además, se incluyeron las variables de la cantidad de precipitaciones del mes y de los trimestres más secos, así como también otras de temperaturas, como la media anual, estacionalidad (= desvío estándar x100) y rango anual (temperatura máxima del mes más cálido y mínima del mes más frío) (Tabla 4.4).

**Tabla 4.4.** Parámetros ambientales para los sitios de las ecorregiones de los siete ensambles de murciélagos estudiados del Nordeste de Argentina.

Ensamble	Panu	Pest	Pmse	Ptse	Test	Tmax	Tmed	Tran
Campos y Malezales	1403	22	68	242	421,3	32,9	20,4	23,8
Chaco Húmedo-1	1109	46	27	100	406,4	34,0	21,5	24,9
Chaco Húmedo-2	1026	39	22	117	352,5	34,3	23	22,6
Chaco Seco	667	72	9	38	383,5	35,4	23,1	25,3
Esteros del Iberá	1301	30	50	186	400,2	34,1	21,7	23,5
Paranaense-1	1730	17	100	343	347,3	32,2	20,9	23,8
Paranaense-2	1731	19	102	352	364,8	32,9	21	23,1

Referencias: Panu: precipitación anual (mm); Pest: estacionalidad de lluvias; Pmse: precipitación del mes más seco (mm); Ptse: precipitación del trimestre más seco (mm); Tmed: temperatura anual media (°C); Test: estacionalidad de la temperatura; Tran: rango de temperatura anual; Tmax: temperatura máxima del mes más cálido (°C).

## 4.3 Resultados

### 4.3.1 Riqueza específica de gremios por ensamble

Los ensambles con mayor cantidad de gremios representados (i.e., ocho) correspondieron a los presentes en la ecorregión Paranaense, seguidos por el del Chaco Húmedo 1 (siete), Chaco Húmedo 2 y el de los Esteros del Iberá (cinco), siendo el Chaco Seco y Campos y Malezales los ensambles con menor cantidad de gremios representados (i.e., cuatro; Tabla 4.5). Los grupos compartidos fueron los insectívoros, tanto de vuelo rápido como lento, representando la mayor riqueza específica dentro de cada ensamble, con la excepción de la Paranaense 2, dada por los frugívoros de sotobosque. Dos gremios estuvieron representados en seis de los siete ensambles: el sanguívoro (ausente en Campos y Malezales), siempre por una única especie, y el de frugívoros de sotobosque (ausente en Chaco Seco), con riqueza variable. A su vez, la ecorregión Paranaense (1 y 2) tuvo gremios exclusivos: el omnívoro estuvo presente solo en PA1 y el nectarívoro en PA2, en ambos casos con una única especie. Los gremios carnívoro, nectarívoro, omnívoro y sanguinívoro estuvieron representados siempre por una única especie.

**Tabla 4.5.** Riqueza específica por gremio para cada ensamble de murciélagos del Nordeste de Argentina.

Ensamble	car	frc	frs	inl	inr	ins	nec	omn	pes	san
Campos y Malezales	0	0	1	6	4	2	0	0	0	0
Chaco Húmedo-1	0	2	3	7	4	1	0	0	2	1
Chaco Húmedo-2	1	0	1	4	4	0	0	0	0	1
Chaco Seco	0	0	0	3	3	0	0	0	1	1
Esteros del Iberá	0	0	2	7	5	0	0	0	2	1
Paranaense-1	1	2	3	5	2	1	0	1	0	1
Paranaense-2	1	2	5	3	2	1	1	0	0	1

Referencias: gremios: car: carnívoro, frc: frugívoro de dosel, frs: frugívoro de sotobosque, inl: insectívoro de vuelo lento, inr: insectívoro de vuelo rápido, ins: insectívoro de vuelo mixto, nec: nectarívoro, san: sanguívoro, omn: omnívoro, pes: pescador.

### 4.3.2 Ecomorfoespacios dietarios de los ensambles de murciélagos del Nordeste de Argentina estudiados

#### 4.3.2.1 Análisis con tamaño

En los PCAs con tamaño de los distintos ensambles, el porcentaje de varianza explicada por el primer componente (PC1) fue ca. 80-90% (Chaco Seco: 81%, Chaco Húmedo-1: 90%, Chaco Húmedo-2: 92%, Esteros del Iberá: 77%, Campos y Malezales: 81%, Paranaense-1: 87% y Paranaense-2: 86%). En todos los casos, el método de la vara partida indicó que debía retenerse solo el primer componente, salvo para el Chaco Seco donde el PC2 tuvo un 10% de varianza explicada (para ver todos los valores de las cargas para cada componente consultar Apéndice Tablas A4.5.1 y A4.5.2). La totalidad de las variables del PC1 se asociaron positivamente en los siete ensambles, reflejando una correlación con el tamaño craneomandibular. Se mostraron diferencias en las cargas entre los ensambles, pero, en general, las variables mandibulares presentaron mayores cargas.

Para Campos y Malezales, Chaco Húmedo, Chaco Seco y Esteros del Iberá, las variables del cráneo que más contribuyeron fueron el ancho entre caninos (AC-C, CyM y CH1: ca. 0,24; CH2: 0,19; CS y EI: ca. 0,23) y el largo del canino superior (LCS, CyM, CH1 y CH2: ca. 0,21; CS y EI: ca. 0,22), mientras que para la mandíbula fue el largo del canino inferior (LCI, CyM, CH1, CH2 y EI: ca. 0,26). Además, otras medidas tuvieron altos valores de carga que difirieron entre los distintos ensambles. Para Campos y Malezales fueron el alto de la escotadura semilunar (AES, 0,23), la amplitud del ángulo mandibular (ANGM, 0,21) y con ca. 0,20 cada una las variables de alto de la rama mandibular, largo del cóndilo coronoides y la altura del dentario. La altura del proceso coronoides presentó altas cargas para el ensamble del Chaco Seco y Chaco Húmedo 2 (ACOR, CS y CH2: ca. 0,23). Otras variables fueron significativas en ambos ensambles, como la altura del dentario (AD: 0,20 en CS) y el ángulo mandibular (ANG, 0,19 para CH2). En cambio, el sitio CH1 y Esteros del Iberá presentaron altas cargas para la altura del dentario y el largo del cóndilo (AD, EI: 0,24, CH1: 0,19 y LC, EI: 0,23; CH1: 0,20). Para ambos sitios de la ecorregión Paranaense las cargas altas fueron similares y estuvieron presentadas principalmente por el largo del cóndilo (LC, PA1 y PA2: 0,24), la altura del dentario (AD, ca. 0,21 ambas), la longitud del canino inferior (LCI, PA1 y PA2: ca. 0,22) y la altura del proceso coronoides (ACOR, ca. 0,20 ambas). En general, en el morfoespacio de todas las ecorregiones las especies se ubicaron de menor a mayor tamaño, desde los extremos negativos hacia los positivos. En PA1 las especies más grandes ocuparon únicamente el cuarto

cuadrante, mientras que en otros ensambles algunas se mostraron intermedias al eje de origen (Figs. 4.5, 4.6 y 4.7).

El segundo componente (PC2), explicó un 10% o menos de la varianza en la mayoría de los ensambles (Chaco Húmedo-1: 2,23%, Chaco Húmedo-2: 3,04%, Chaco Seco: 10,04%, Esteros del Iberá: 7,45%, Campos y Malezales: 6,2%, Paranaense-1: 3,94% y Paranaense-2: 4,38%). Para el cráneo, cinco de las variables fueron positivas en todos los ensambles, una negativa ( $AM^3-M^3$ , ancho entre molares) y las restantes 17 se correlacionaron positivamente en algunos casos y negativamente en otros. Se observaron diferencias para este componente, entre los ensambles en las diferentes ecorregiones; en general, las variables con cargas negativas siempre fueron más altas.

En los Esteros del Iberá las cargas negativas correspondieron al alto de la escotadura semilunar y del proceso coronoides, junto con la serie molar superior (AES, -0,37; SMS, -0,35 y ACOR, -0,30 respectivamente). Las variables con valores más positivos fueron el ancho postorbital (APO, 0,27), la longitud del cóndilo (LC, 0,22), el brazo del temporal (TMA, 0,20) y la longitud del rostro (LR, 0,19). Ambos sitios del Chaco Húmedo difirieron entre las relaciones de sus cargas; mientras que en CH1 las variables que tuvieron cargas positivas más altas fueron APO (0,37) y la longitud del cóndilo (LC, 0,43), en CH2 las cargas más negativas correspondieron al largo de la serie molar superior (SMS, -0,60), el largo del canino inferior (LCI, -0,30) y la hilera superior de dientes (HSD, -0,24). En el Chaco Seco, la variable que presentó mayor carga fue SMS con -0,69, seguida por el largo del canino inferior (LCI, -0,28) y el ancho entre molares ( $AM^3-M^3$ , -0,27). En Campos y Malezales las cargas más negativas las presentaron las variables de longitud del canino en la mandíbula con -0,45, seguida del largo del canino superior y ancho entre caninos ambas, con ca. -0,33 (LCS y AC-C, respectivamente), mientras que entre las positivas la que presentó valores más altos fue el largo del hocico con 0,48 (LH). En estos ensambles las especies con rasgos más robustos relacionados a los puntos de anclaje de los músculos aductores en la mandíbula se agruparon hacia los valores negativos, en cambio especies con cráneos más anchos y alargados se ubicaron hacia los extremos positivos. En los Esteros del Iberá y el Chaco Seco los rasgos relacionados a la presencia de murciélagos pescadores y sanguinívoros en los ensambles se encontraron en ambos extremos del eje negativo y positivo respectivamente (Figs. 4.5, 4.6 y 4.7). Ambos sitios en la ecorregión Paranaense mostraron cargas similares entre los valores positivos más altos, dados por el ancho postorbital (APO, PA1: 0,27 y PA2: 0,38), mientras que hacia los negativos difirieron. En PA1 lo fueron el largo de la serie molar superior y la hilera superior de dientes (SMS, -0,51 y HSD,

-0,26, respectivamente) y en PA2 la altura del coronoides y el alto de la escotadura semilunar (ACOR, -0,31 y AES, -0,29, respectivamente). Una de las variables con altas cargas negativas para PA1 y 2 fue el largo de la hilera inferior de dientes (HID, PA1: -0,30 y PA2: -0,25). En este caso, la tendencia fue similar en ambos sitios, con especies de cráneos anchos y altos hacia el extremo positivo, mientras que cráneos más angostos y de mayor robustez en los puntos de anclaje de los músculos de la mandíbula se dispusieron hacia el extremo negativo. Estos últimos también estuvieron relacionados a rasgos dentarios más desarrollados.

La estructuración de los morfoespacios quedó determinada por la representación de gremios y especies que los componen. En general, se observó una distribución y zonas de ocupación similar del ecomorfoespacio, aunque pudieron presentar distinta organización y/o composición taxonómica (i.e., filomorfoespacios) y en la extensión y/o grado de solapamiento entre gremios (i.e., hipervolúmenes).

Los resultados del MANOVA filogenético (fMANOVA) de los puntajes de los dos primeros componentes contra los gremios con más de una especie se resumen en la Tabla 4.6. De todos los análisis, el ensamble Chaco Húmedo-2 y Chaco Seco no mostraron diferencias significativas entre gremios. Los resultados de las comparaciones múltiples de a pares en cada ensamble que indicaron diferencias significativas entre los gremios, y un *p*-valor no significativo pero cercano a 0,05 se resumen en la Tabla 4.7 (para todas las comparaciones ver Apéndice 4, Tablas A4.5.3 a 4.5.7).

**Tabla 4.6.** Resultados del MANOVA filogenético sobre los dos primeros componentes del PCA-CT para cada ensamble estudiado.

Ensamble	<i>g.l.</i>	Pillai	<i>g.l.num</i>	<i>g.l.den</i>	<i>p</i> -valor
Campos y Malezales	2	0,9814	4	16	0,0223*
Chaco Húmedo-1	4	0,8404	8	26	0,0471*
Chaco Húmedo-2-	1	0,2864	2	5	0,4302
Chaco Seco	1	0,6369	2	3	0,2188
Esteros del Iberá	3	0,9862	6	24	0,0074*
Paranaense-1	3	1,1000	6	16	0,0274*
Paranaense-2	3	1,3470	6	16	0,0029*

Referencias: *g.l.*: grados de libertad, Pillai: test de Pillai, *g.l.num*: grados de libertad del numerador, *g.l.den*: grados de libertad del denominador, \*: *p*-valor significativo <0,05 (i.e., H<sub>0</sub> rechazada).

Las comparaciones múltiples de a pares para los distintos ensambles indicaron que, a pesar de una estructuración filogenética, los gremios difirieron en cuanto a aspectos de la forma (principalmente del tamaño y en menor proporción de la figura). Para Campos y Malezales, de los cuatro gremios solo se pudieron comparar los tres gremios insectívoros, resultando significativas las comparaciones entre los de vuelo mixto con los de vuelo rápido y con los de vuelo lento. Para Chaco Húmedo-1, en cambio, de los siete gremios se pudieron realizar las comparaciones entre dos de los tres insectívoros, dos frugívoros y el pescador. Resultaron significativas las comparaciones entre los frugívoros de dosel con los insectívoros de vuelo lento y con los de vuelo rápido y la de los frugívoros de sotobosque con los insectívoros de vuelo rápido. En el caso de los Esteros del Iberá, de los cinco gremios se pudieron comparar todos excepto el sanguívoro, resultando significativas las comparaciones entre los insectívoros de vuelo lento con los de vuelo rápido, con los pescadores y con los frugívoros de sotobosque. En ambas Paranaenses, de los ocho gremios, se pudieron incluir cuatro comparaciones de a pares, los dos frugívoros y los insectívoros de vuelo lento y rápido. Para Paranaense-1 resultaron significativas las comparaciones entre los frugívoros de dosel con los de sotobosques y con insectívoros de vuelo lento. En la Paranaense-2 se obtuvo la mayor cantidad de comparaciones de a pares significativas (i.e., cuatro): los frugívoros de dosel con respecto de los otros tres gremios, y los insectívoros de vuelo lento con los frugívoros de sotobosque (Tabla 4.7).

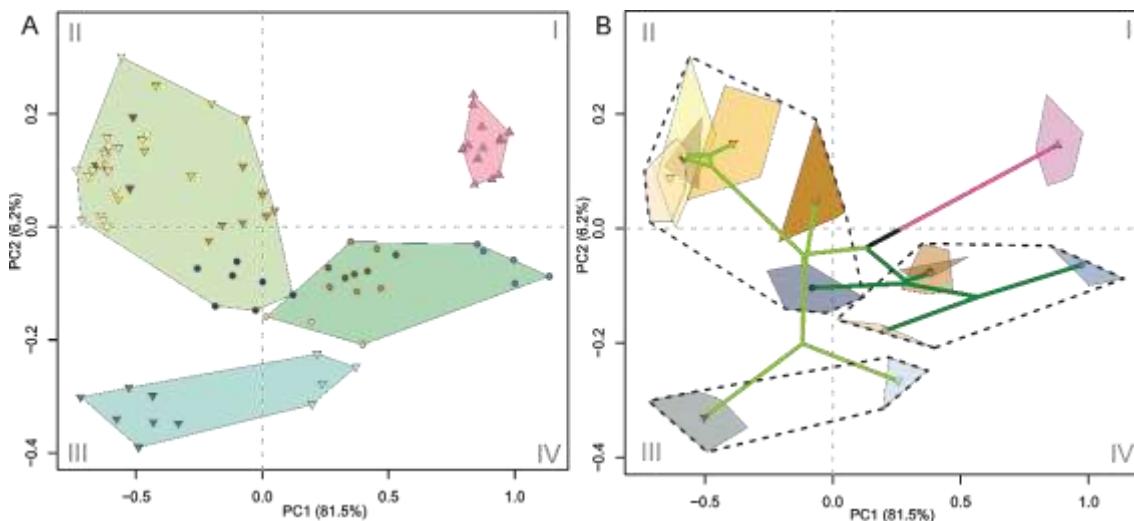
**Tabla 4.7.** Comparaciones múltiples entre gremios para cada ensamble estudiado.

Ensamble	Gremio (A)	Gremio (B)	Wilks	p-valor
Campos y Malezales	ins	inl	0,579	0,005
	ins	inr	0,417	0,047
Chaco Húmedo-1	frc	inl	0,576	0,036
	frc	inr	0,566	0,033
	frs	inr	0,610	*0,051
Esteros del Iberá	inl	inr	0,442	0,011
	inl	pes	0,423	0,009
	inl	frs	0,523	0,028
Paranaense-1	frc	frs	0,198	0,003
	frc	inl	0,345	0,024
Paranaense-2	frc	frs	0,325	0,019
	frc	inl	0,144	0,001
	frc	inr	0,303	0,015
	inl	frs	0,273	0,011

Referencias: Wilks: distribución de lambda de Wilks prueba *post hoc* de comparaciones múltiples por pares en casos de *p*-valor <0,05, excepto indicado con \* valor no significativo pero cercano. Gremios: frc: frugívoro de dosel, frs: frugívoro de sotobosque, inl: insectívoro de vuelo lento, inr: insectívoro de vuelo rápido, ins: insectívoro de vuelo mixto, pes: pescador.

Los cálculos de índices de Jaccard (J) y Sørensen (S), así como también las fracciones únicas 1 y 2, mostraron resultados congruentes dentro de cada ensamble. Debido a la concordancia entre estos, en adelante se expondrán las relaciones entre gremios utilizando el índice de Jaccard (para contrastar con los valores de fracciones ver Apéndice 4. Tablas de A4.5.8, A4.5.12 y para los de Sørensen Tablas 4.8 a 4.13). En general, se observó un alto nivel de segregación de los gremios, ocupando regiones propias en el morfoespacio, de modo que se obtuvo un alto porcentaje de índices indicando ausencia de solapamiento entre pares de gremios (>70%, salvo en CyM y CH-1 >50%; ver Tablas 4.8 a 4.13). Estos resultados presentaron distintas correspondencias con los análisis del MANOVA filogenético. Por ejemplo, en Campos y Malezales se mostró una correspondencia dada por el grado de solapamiento entre gremios (ver abajo índices de solapamiento) y la comparación significativa de los mismos señalada por el fMANOVA. Mientras que en otros casos, como el Chaco Húmedo-1, no fueron completamente concordantes, ya que los hipervolúmenes de algunos gremios que se mostraron segregados no presentaron comparaciones significativas entre grupos en relación a su estructuración filogenética (ver abajo).

Los gremios de insectívoros de vuelo rápido y lento, presentes en todos los ensambles, mostraron polígonos de diferente amplitud y valores de solapamiento según la ocupación del espacio de cada grupo en los distintos ensambles (CyM, J ca. 0,20; CH1, J ca. 0,07; CH2, J ca. 0,29; CS, J ca. 0,26; EI, J ca. 0,15; PA1, J ca. 0,15; PA2, J ca. 0,13; Tablas 4.8 a 4.13). Para Campos y Malezales, estos gremios estuvieron ocupando diferentes cuadrantes, el polígono de los murciélagos de vuelo lento (6 spp.) se posicionó en el segundo con una proyección hacia el cuarto donde se ubicaron los de vuelo rápido (4 spp., Fig. 4.5A). Ambos gremios estuvieron representados por las especies de las familias Vespertilionidae y Molossidae, ocupando todo el rango de valores del PC1 en el filomorfoespacio (Fig. 4.5B).



**Figura 4.5.** Morfoespacios definidos por los dos primeros componentes del análisis de componentes principales con tamaño, del ensamble de murciélagos de Campos y Malezales. Ecomorfoespacios: A, ecomorfoespacio, B, filomorfoespacio. Referencias: los polígonos de colores indican la pertenencia de las especies a los diferentes gremios: □ frugívoro de sotobosque, ■ insectívoro de vuelo lento, ▨ insectívoro de vuelo rápido e ▲ insectívoro de vuelo mixto. Las especies están indicadas con los siguientes símbolos y colores: ▲ *Sturnira lilium*, ● *Molossops temminckii*, ▼ *Eptesicus furinalis*, ▽ *Myotis albescens*, △ *Myotis riparius*, ▽ *Myotis ruber*, △ *Myotis sp.*, ▼ *Lasiurus ega*, ▲ *Lasiurus blossevillii*, ● *Eumops patagonicus*, ▨ *Eumops bonariensis* ● *Molossus fluminensis*, ▨ *Molossus molossus*.

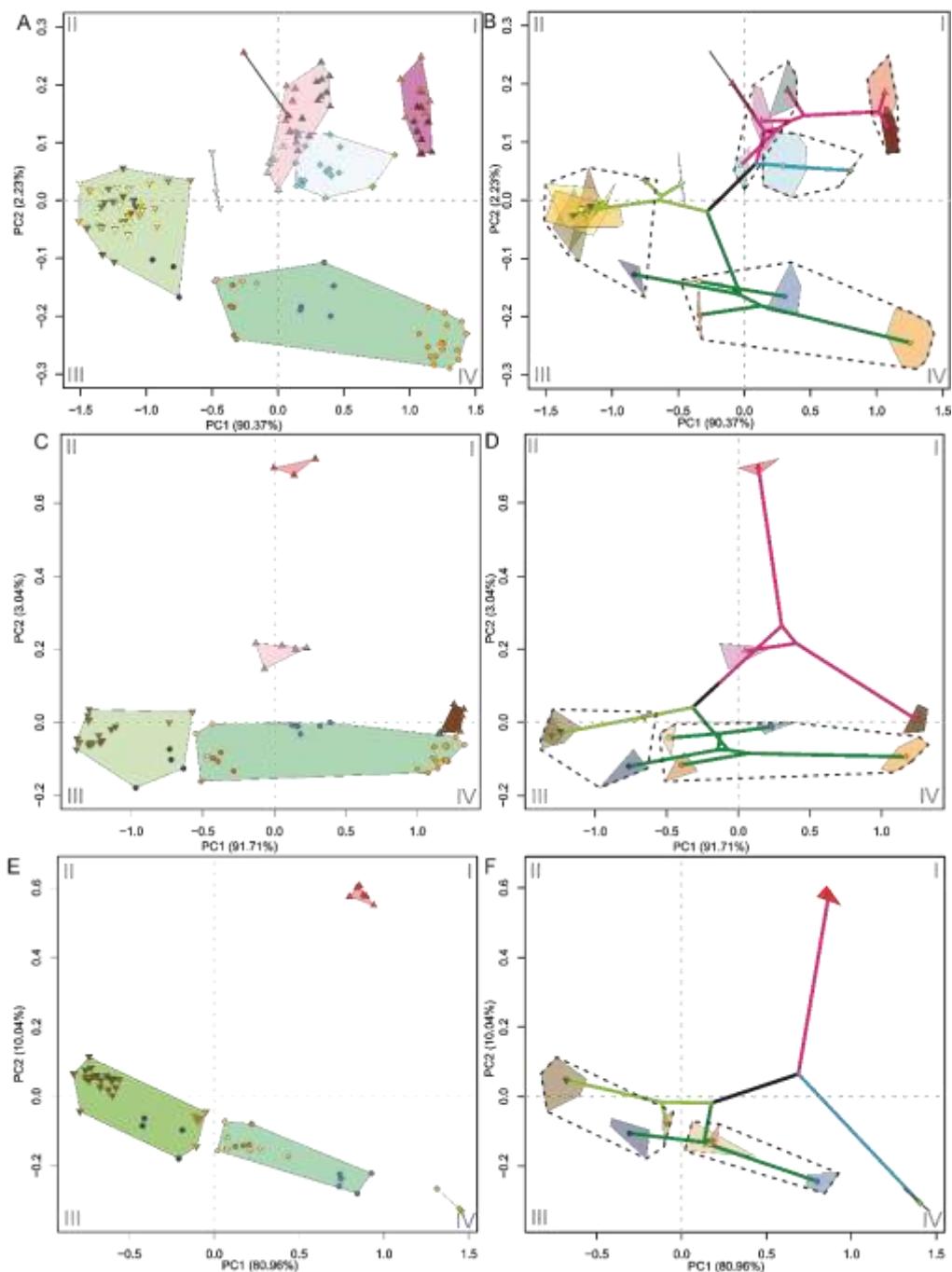
**Tablas 4.8.** Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño del ensamble de Campos y Malezales.

Campos y Malezales		Jaccard			
		frs	inl	inr	ins
Sørensen	frs		0	0	0
	inl	0		0,1125	0,01271
	inr	0	0,2022		0,06905
	ins	0	0,0251	0,1292	

Referencias: frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto. En la mitad superior los valores del coeficiente de Jaccard y en la mitad inferior los del coeficiente de Sørensen. Resaltado en verde el valor de mayor solapamiento y en salmón el de menor valor distinto de 0 (no existe solapamiento).

En ambos ensambles del Chaco Húmedo los gremios de insectívoros de vuelo lento y rápido se ubicaron sobre valores negativos del PC2. El primero principalmente en el cuadrante doble negativo y el segundo mayoritariamente en el cuarto cuadrante (Figs. 4.6A y C). Los insectívoros de vuelo lento (7 spp. en CH1 y 4 spp. en CH2) estuvieron representados principalmente por vespertiliónidos que se ubicaron en valores extremos negativos del PC1 y cercanos a cero en el PC2 (Figs. 4.6B y D), mientras que los insectívoros de vuelo rápido (4 spp. en ambos) estuvieron representados exclusivamente por molósidos que tuvieron una

amplia distribución en el PC1 (desde valores negativos hasta el extremo positivo; i.e., amplio rango de tamaños, siendo el mayor *Eumops perotis*). Para el caso del Chaco Seco, estos gremios (3 spp. ambos) mostraron una posición más alineada entre sí y formando dos nubes alargadas en diagonal (Fig. 4.6E). Sin embargo, entre los insectívoros de vuelo rápido el de mayor tamaño fue *Molossus fluminensis*, por lo que su morfoespacio posee una menor extensión con respecto de los vistos para el Chaco Húmedo (1 y 2) y su polígono ocupa únicamente el cuarto cuadrante (Fig. 4.6F). En general para los tres sitios del Chaco además de una proximidad entre ambos gremios se observó una alta correspondencia con entre la ocupación del morfoespacio y las relaciones filogenéticas (Figs. 4.6B, D y F).



**Figura 4.6.** Morfoespacios definidos por los dos primeros componentes del análisis de componentes principales con tamaño, de los ensambles de murciélagos del Chaco. Ecomorfoespacios: A, Chaco Húmedo-1; C, Chaco Húmedo-2 y E, Chaco Seco. Filomorfoespacios: B, Chaco Húmedo-1; D, Chaco Húmedo-2; F y Chaco Seco. Referencias: los polígonos de colores indican la pertenencia de las especies a los diferentes gremios ■ carnívoro, ▲ frugívoro de dosel, △ frugívoro de sotobosque, ■ insectívoro de vuelo lento, ■ insectívoro de vuelo rápido, □ insectívoro de vuelo mixto, □ pescador y ▲ sanguívoro. Las especies están indicadas con los siguientes símbolos y colores: ▲ *Chrotopterus auritus*, △ *Sturnira lilium*, △ *Platyrhinus lineatus*, △ *Carollia perspicillata*, ▲ *Artibeus fimbriatus*, ▲ *Artibeus lituratus*, ▲ *Artibeus planirostris*, ● *Molossops temminckii*, ▼ *Eptesicus furinalis*, ▼ *Myotis albescens*, ▼ *Myotis nigricans*, ▽ *Myotis riparius*, ▽ *Myotis ruber*, ▽ *Myotis simus*, ● *Eumops patagonicus*, ○ *Eumops perotis*, ● *Molossus fluminensis*, ○ *Molossus molossus*, ● *Molossops temminckii*, ▽ *Lasiurus ega*, ◆ *Noctilio albiventris*, ◆ *Noctilio leporinus*, ▲ *Desmodus rotundus*.

**Tabla 4.9.** Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño del ensamble de Chaco Húmedo-1.

Chaco Húmedo-1		Jaccard					
		frc	frs	inl	inr	ins	pes
Sørensen	frc		0	0	0	0	0,0153
	frs	0		0	0	0	0,2454
	inl	0	0		0,0388	0,0002	0
	inr	0	0	0,0747		0,0020	0
	ins	0	0	0,0004	0,0040		0,0098
	pes	0,0301	0,3941	0	0	0	0,1752
	san	0	0,5266	0	0	0,0195	0,2982

Referencias: frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto; san, sanguívoros; pes, pescador. En la mitad superior los valores del coeficiente de Jaccard y en la mitad inferior los del coeficiente de Sørensen. Resaltado en verde el valor de mayor solapamiento y en salmón el de menor valor distinto de 0 (no existe solapamiento).

**Tabla 4.10.** Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño del ensamble de Chaco Húmedo-2.

Chaco Húmedo-2		Jaccard				
		car	frs	inl	inr	san
Sørensen	car		0	0	0,0396	0
	frs	0		0	0	0
	inl	0	0		0,1711	0
	inr	0,0761	0	0,2922		0
	san	0	0	0	0	

Referencias: car, carnívoro; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; san, sanguívoros. En la mitad superior los valores del coeficiente de Jaccard y en la mitad inferior los del coeficiente de Sørensen. Resaltado en verde el valor de mayor solapamiento y en salmón el de menor valor distinto de 0 (no existe solapamiento).

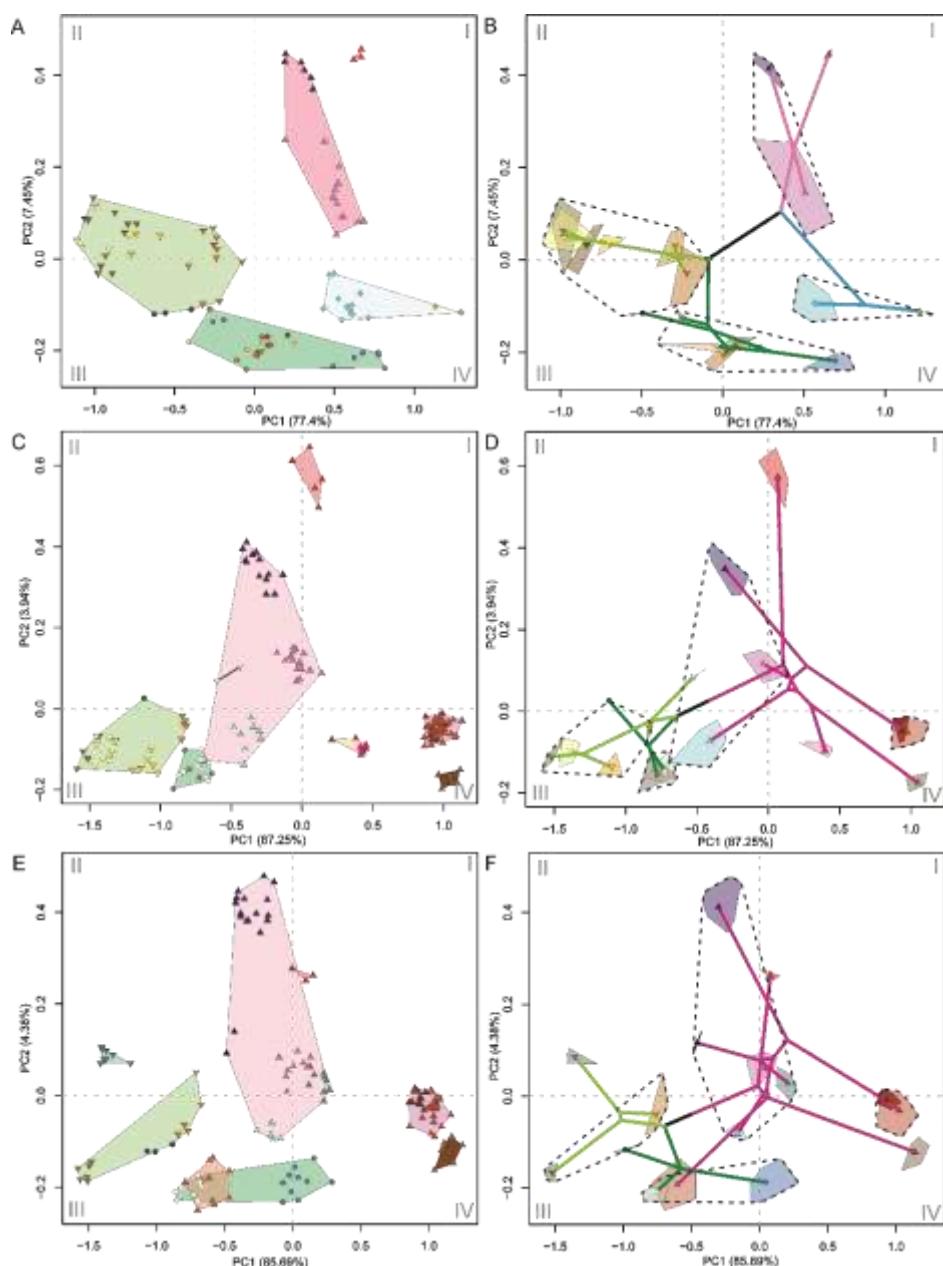
**Tabla 4.11.** Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño del ensamble de Chaco Seco.

Chaco Seco		Jaccard			
		inl	inr	pes	san
Sørensen	inl		0,1537	0	0
	inr	0,2664		0,009	0
	pes	0	0,0178		0
	san	0	0	0	

Referencias: inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; san, sanguívoros; pes, pescador. En la mitad superior los valores del coeficiente de Jaccard y en la mitad inferior los del coeficiente de Sørensen. Resaltado en verde el valor de mayor solapamiento y en salmón el de menor valor distinto de 0 (no existe solapamiento).

En los Esteros del Iberá se presentó una tendencia similar, pero con mayor riqueza específica (Inl, 7 spp.; Inr, 5 spp.), una superposición parcial entre grupos en los valores

negativos del PC1, pero más diferenciados en el PC2, ocupado por los insectívoros de vuelo rápido en los valores extremos negativos (Fig. 4.7A). En el filomorfoespacio, a su vez, las especies dentro de cada familia (i.e., vespertiliónidos y molósidos) presentaron ramas más cortas y más cercanía de sus nodos (Fig. 4.7B). En ambos ensambles de la región Paranaense los insectívoros tuvieron una riqueza menor, en particular los de vuelo rápido, y sus polígonos mostraron una menor extensión sobre el PC1 y PC2 (Fig. 4.7C, E, Tabla 4.5). En estos casos las especies mostraron mayores grados de superposición que otros gremios, presentando ramas más cortas y proximidad de nodos indicados en los filomorfoespacios (Figs. 4.7D, F).



**Figura 4.7.** Morfoespacios definidos por los dos primeros componentes del análisis de componentes con tamaño de los ensambles de murciélagos de los Esteros del Iberá y Paranaense. Ecomorfoespacios: A, Esteros del Iberá; C, Paranaense-1 y E, Paranaense-2. Filomorfoespacios: B, Esteros del Iberá, D, Paranaense-1 y F, Paranaense-2. Referencias: los polígonos de colores indican la pertenencia de las especies a los diferentes gremios ■ carnívoro, □ frugívoro de dosel, ▨ frugívoro de sotobosque, ■ insectívoro de vuelo lento, ▨ insectívoro de vuelo rápido, ■ insectívoro de vuelo mixto, ■ nectarívoro, ■ omnívoro, □ pescador y ■ sanguívoro. Las especies están indicadas con los siguientes símbolos y colores: ▲ *Chrotopterus auritus*, ▲ *Sturnira lilium*, ▲ *Platyrhinus lineatus*, △ *Carollia perspicillata*, ▲ *Pygoderma bilabiatum*, ▲ *Vampyressa pusilla*, ▲ *Artibeus fimbriatus*, ▲ *Artibeus lituratus*, ● *Molossops temminckii*, ▼ *Eptesicus furinalis*, ▼ *Myotis albescens*, ▼ *Myotis riparius*, ▼ *Myotis ruber*, ▽ *Myotis simus*, ▽ *Myotis nigricans*, ▽ *Histiotus velatus*, ● *Eumops patagonicus*, ● *Eumops bonariensis*, ● *Molossus fluminensis*, ● *Molossus molossus*, ○ *Nyctinomops laticaudatus*, ● *Tadarida brasiliensis*, ● *Molossops temminckii*, ● *Molossops neglectus*, ▽ *Lasiurus blossevillii*, △ *Glossophaga soricina*, ▲ *Tonatia bidens*, ▽ *Lasiurus blossevillii*, ▼ *Lasiurus ega*, ◆ *Noctilio albiventris*, ♦ *Noctilio leporinus*, ▲ *Desmodus rotundus*.

**Tabla 4.12.** Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño del ensamble de los Esteros del Iberá.

Esteros del Iberá		Jaccard				
		frs	inl	inr	pes	san
Sørensen	frs		0	0	0,0758	0
	inl	0		0,0855	0	0
	inr	0	0,1576		0,0310	0
	pes	0,1410	0	0,0601		0
	san	0	0	0	0	

Referencias: frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; san, sanguívoro; pes, pescador. En la mitad superior los valores del coeficiente de Jaccard y en la mitad inferior los del coeficiente de Sørensen. Resaltado en verde el valor de mayor solapamiento y en salmón el de menor valor distinto de 0 (no existe solapamiento).

**Tablas 4.13.** Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño de los ensambles de Paranaense.

Paranaense-1		Jaccard							
		car	frc	frs	inl	inr	ins	omn	san
Sørensen	car		0	0	0	0	0	0	0
	frc	0		0	0	0	0	0	0
	frs	0	0		0,0195	0,0432	0,0577	0,0008	0
	inl	0	0	0,0382		0,0833	0	0	0
	inr	0	0	0,0828	0,1538		0	0	0
	ins	0	0	0,1091	0	0		0	0
	omn	0	0	0,0016	0	0	0		0
	san	0	0	0	0	0	0	0	

Paranaense-2		Jaccard							
		car	frc	frs	inl	inr	ins	nec	san
Sørensen	car		0,065	0	0	0	0	0	0
	frc	0,1236		0	0	0	0	0	0
	frs	0	0		0,0441	0,0938	0	0,0020	0,0282
	inl	0	0	0,0845		0,0742	0	0,0728	0
	inr	0	0	0,1715	0,1381		0	0,2160	0
	ins	0	0	0	0	0		0	0
	nec	0	0	0,0040	0,1357	0,3553	0		0
	san	0	0	0,0548	0	0	0	0	

Referencias: car, carnívoro; frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto; nec, nectarívoro; san, sanguívoro; omn, omnívoro. (*Continúa en página siguiente*).

(Viene de la página anterior). En la mitad superior los valores del coeficiente de Jaccard y en la mitad inferior los del coeficiente de Sørensen. Resaltado en verde el valor de mayor solapamiento y en salmón el de menor valor distinto de 0 (no existe solapamiento).

Las dos especies de insectívoros de vuelo mixto (*Lasiurus ega* y *L. blossevillii*) estuvieron presentes en Campos y Malezales, mientras que en los restantes ensambles se registró una u otra especie. En general, *Lasiurus blossevillii* siempre se ubicó hacia valores más negativos del PC1 que *L. ega*, pero mostraron diferente posición en el PC2 en los distintos ensambles. En la ecorregión de Campos y Malezales, ocuparon el tercer y cuarto cuadrante en el extremo negativo del PC2 (Fig. 4.5A), cuyo hipervolumen se superpone parcialmente con los insectívoros de vuelo lento y en mayor medida con los de vuelo rápido (J, ca. 0,013 y 0,069 respectivamente; Tabla 4.8). En el filomorfoespacio, la especie *L. ega* mostró una tendencia al solapamiento con los molósidos insectívoros de vuelo rápido (Fig. 4.5B). En las ecorregiones de Chaco Húmedo-1 y Paranaense-1 este gremio está representado por *L. ega*, que se ubicó en valores negativos de PC1 (ca. -0.5) y positivos de PC2 (Figs. 4.6A, 4.7C), segregados con respecto a los demás gremios (índices de solapamiento igual o subigual a cero; Tablas 4.9, 4.13), con la excepción de los frugívoros de sotobosque en la Paranaense 1 (J, 0,058). En cambio, en la Paranaense-2 este gremio estuvo representado únicamente por *L. blossevillii* con valores extremos negativos en PC1 y valores positivos PC2 (ca. 0,1) y que no presenta solapamientos con ningún otro gremio (Fig. 4.7E, Tabla 4.13). Estas especies de vespertiliónidos siempre se mostraron en un nodo separado a las demás pertenecientes a esta misma familia y por lo general con una extensión mayor de sus ramas (Fig. 4.5 B, 4.6 B, 4.7 D y F).

Los dos gremios de frugívoros tanto de sotobosque como de dosel se presentaron segregados (i.e., índices de solapamiento igual a cero), pero presentaron diferentes grados de solapamiento con otros gremios. En general, en todos los ensambles, excepto en el Chaco Seco donde estuvieron ausentes, los frugívoros de sotobosque presentaron una gran extensión sobre el PC2 ubicándose principalmente cercanos al origen. En Campos y Malezales se ubicó en el cuadrante doble positivo conformado únicamente por la especie *S. lilium*, muy separado a los otros gremios de insectívoros (Fig. 4.5). Para el caso del Chaco Húmedo-1 (3 spp.) y Paranaense-2 (5 spp.) se encontró solapado al gremio sanguívoro (J, ca. 0,35 y 0,02 respectivamente, Tablas 4.9, 4.13, Fig. 4.6, 4.7). Mientras que en el Chaco Húmedo-2 (3 spp.) estuvo más cercano a las dos especies de pescadores (J, ca. 0,25, Tabla 4.10), al igual que en los Esteros del Iberá (J, ca. 0,07, Tabla 4.11). Para Paranaense-1 el solapamiento más evidente estuvo dado con los insectívoros de vuelo lento (J, ca. 0,25, Tabla 4.13), principalmente por *Nyctinomops laticaudatus* y *Carollia perspicillata*. Por otro lado, las dos especies de frugívoros de dosel (*Artibeus fimbriatus* y *A. lituratus*) solo estuvieron presentes en los ensambles de

Chaco Húmedo-1, Paranaense-1 y 2, presentando bajos grados de solapamientos, dados principalmente con las especies de pescadores o carnívoros presentes en cada ensamble. La única especie de nectarívoro (*Glossophaga soricina*) exclusivo de la Paranaense-2 tuvo un alto solapamiento con los insectívoros de vuelo lento (J, ca. 0,13, Tabla 4.13), principalmente con la especie *Nyctinomops laticaudatus*. Todas las especies de frugívoros son filostómidos que, junto con los gremios omnívoro, sanguívoro y carnívoro, en general, presentaron mayores extensiones de ramas y menor superposición intraespecíficas en el filomorfoespacio (Figs. 4.5B, 4.6B y D, 4.7B, D y F). Además, en los ensambles de Esteros del Iberá, Chaco Seco y Chaco Húmedo-1 donde se presentaron especies de noctiliónidos se mostraron compartiendo un mismo ancestro común (Figs. 4.5B, D, F, 4.6B, D y 4.7B, D, F).

Otros solapamientos de menores magnitudes se dieron entre gremios para algunas ecorregiones, estos no se observaron en los ecomorfoespacios graficados, pero su coeficiente fue distinto a cero (dados por el espacio esperado de acuerdo a la densidad esperada). También, en algunos casos, diferentes gremios se presentaron completamente segregados dentro de diferentes ensambles en las distintas ecorregiones (i.e., índices de solapamiento igual a cero). Por ejemplo, el sanguívoro en todos los ensambles, excepto en el Chaco Húmedo-1 y Paranaense 2, o el carnívoro (Tablas 4.9, 4.13) y los frugívoros de dosel en Paranaense-1 (Tabla 4.13). En el Chaco Seco, la ausencia de las morfologías de los gremios de insectívoros de vuelo mixto, los frugívoros, carnívoro, nectarívoro, omnívoro y sanguívoro redujo la cantidad de variación morfológica representada en el ensamble.

#### 4.3.1.2 Análisis sin tamaños

En los PCAs de variables de forma estricta (i.e., sin tamaño), aproximadamente el 85% de la varianza total fue explicada por los primeros siete a ocho componentes para todos los casos, excepto en el Chaco Seco, donde fueron cinco. El método de vara partida, en este caso, indicó que debía retenerse solo los primeros cuatro componentes en todos los ensambles, excepto para Esteros del Iberá (cinco); y Campos y Malezales y Chaco Seco (tres). La cantidad de varianza explicada por el primer componente no difirió entre los ensambles de Campos y Malezales y Chaco Húmedo-2 (ca. 36%), entre CH-1, Esteros del Iberá y ambas Paranaense (ca. 26%); y fue mayor en el Chaco Seco (ca. 44%). Los sentidos de las cargas de todas las variables, tanto en el primer como en el segundo componente, fueron diferentes entre ensambles, excepto el largo total del cráneo (LTC) que siempre fue positivo (para ver todos los valores de las cargas para cada componente consultar Apéndice Tablas A4.5.13 y A4.5.14). El

primer componente (PC1) mostró valores que al igual que los análisis con tamaño, difirieron entre los ensambles. Para los Esteros del Iberá las variables con mayor correlación positiva fueron el ancho postorbital para el cráneo y el largo del cóndilo para la mandíbula (APO y LC, con ca. 0,26 ambas), mientras que negativamente fueron el largo de la serie molar superior y el alto de la escotadura semilunar (SMS, -0,37, AES, -0,34, respectivamente). Para Campos y Malezales el ancho de la caja craneana y la longitud del canino inferior presentaron las cargas negativas más altas (AC-C, -0,41 y LCI, -0,45), hacia los valores positivos lo fueron el largo del hocico (LH, 0,39), seguida por el largo del paladar (LP, 0,30). Para el Chaco Seco el largo de la serie molar superior fue la variable con mayor carga y presentó valor negativo (SMS, -0,72). Para ambos sitios en el Chaco Húmedo, la variable con mayor carga positiva fue el ancho postorbital (APO, CH1: 0,30 y CH2: 0,45) para el cráneo y negativamente fue el largo del canino inferior en la mandíbula (LCI, CH1: ca. -0,57 y CH2: ca. -0,54). Para los sitios dentro de la ecorregión de Paranaense las variables fueron diferentes, mientras que para PA1 la mayor carga positiva la presentó la altura del dentario (AD, 0,27), en PA2 lo fue el ancho postorbital (APO, 0,41). En el sentido negativo el largo de la serie molar superior y el de la hilera de dientes inferior fueron las que presentaron mayores cargas (SMS, -0,46 y HID: -0,31, respectivamente) para PA1 y para PA2 fue la altura del coronoides (ACOR, -0,34). La comparación angular mostró que en la mayoría de los ensambles la estructura del PC1 de este análisis fue similar a la del PC2 del análisis con tamaño. En particular, en los ensambles de los Esteros del Iberá y ambas Paranaenses se obtuvieron los ángulos más bajos ( $<12^\circ$ ) y en ambos Chaco Húmedos los ángulos más altos ( $>55^\circ$ ; Tabla 4.14). Por lo tanto, los cambios de forma en general coinciden con los descriptos anteriormente, en particular en aquellos ensambles de mayor riqueza específica y de gremios.

**Tabla 4.14.** Comparación angular entre el PC2 de los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño y el PC1 de los PCAs sin tamaño, para los ensambles de murciélagos del Nordeste de Argentina estudiados.

	Campos y Malezales	Chaco Húmedo-1	Chaco Húmedo-2	Chaco Seco	Esteros del Iberá	Paranaense-1	Paranaense-2
<b>Ángulo</b>	30,0083	73,0433	55,20421	20,09935	10,16951	11,65489	6,685218
<b>p-valor</b>	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001

El segundo componente (PC2) explicó diferentes porcentajes de varianza entre las ecorregiones. Los menores porcentajes se observaron en Campos y Malezales, Chaco Húmedo-1, Esteros del Iberá y Paranaense-2 (entre 17 y 19%), seguidos de Chaco Húmedo-2 y

Paranaense-1 (entre 20 y 23%) y el mayor porcentaje en el Chaco Seco (>25%). Las variables con mayores cargas hacia el sentido positivo para Esteros de Iberá fueron la hilera inferior de dientes (HID, 0,24), seguida por el largo del hocico y la longitud de la bula timpánica ambas con ca. 0,23. Negativamente fueron la longitud del canino inferior y superior (LCI, -0,46 y LCS: -0,35, respectivamente), seguida por la altura del dentario (AD, -0,30). En este caso, la disposición de las especies en el morfoespacio fue invertida a la observada en los análisis con tamaño (Figs. 4.8, 4.9, 4.10). Los cambios de forma estuvieron asociados a rostros más alargados hacia el extremo positivo y mandíbulas más robustas con ambos caninos más desarrollados hacia al negativo.

Para Campos y Malezales la variable con mayor carga negativa para el cráneo fue la longitud de la bula timpánica con -0,28, mientras que la mandíbula presentó como mayor carga positiva la longitud del cóndilo (LC, 0,41) y como negativa la altura del coronoides (ACOR, -0,37). El cambio de forma asociado al segundo componente en este grupo de ensambles representó hacia valores positivos del PC2 principalmente el desarrollo de mandíbulas más anchas (robustas). A su vez, los cambios craneales se relacionaron al menor desarrollo de las bulas timpánicas, que fue más notoria en las especies frugívoras. Las variables con mayor contribución para los ensambles de Paranaense fueron similares, hacia el sentido positivo fue la longitud de la bula timpánica (LBT, PA1: 0,40 y PA2: 0,34). Negativamente la longitud del cóndilo para PA1 (LC, -0,43) y la altura del dentario para PA2 (AD, -0,33), en ambas la longitud del canino inferior también tuvo cargas altas -0,38 y -0,32 respectivamente. Similar a lo sucedido para el caso de los esteros, las especies se ubicaron en sentidos opuestos en el morfoespacio, con excepción de los sanguinívoros que se mantuvieron en el cuadrante doble positivo. Los frugívoros de sotobosque se extendieron en gran parte sobre el eje de origen, los gremios insectívoros en el segundo y el resto de los gremios en el doble negativo (Figs. 4.8, 4.9, 4.10). Para este ensamble los cambios de forma se correlacionaron con un mayor desarrollo de las bulas timpánicas hacia los extremos positivos junto con una menor robustez en los rasgos de la mandíbula. Para el Chaco Seco hacia el sentido negativo presentó mayores cargas al igual que para el caso anterior el LCI con -0,49 y además la altura del proceso coronoides (ACOR, -0,31), positivamente LBT (0,28). Los cambios de forma tuvieron un patrón similar a los observados para los Esteros del Iberá, con excepción de las morfologías asociadas a los gremios ausentes en el ensamble. En ambos sitios del Chaco Húmedo los mayores valores de carga difirieron entre las variables. Las más negativas para el CH1 las presentaron el ancho postorbital (APO, -0,44), seguida por el largo del cóndilo y la altura del dentario ambas con -0,33). En el

CH2 lo fueron la serie molar y la hilera de dientes en el cráneo (SMS, -0,56 y HSD, -0,27). Las mayores cargas positivas fueron la longitud de la bula timpánica y el ancho de la fosa glenoidea ambas con valores 0,26 para CH1 y el largo del cóndilo al coronoides para el CH2 (CCOR, 0,25). Estos ensambles tuvieron algunos rasgos con patrones similares, pero con ausencia de un mayor número de especies con morfologías robustas como las descriptas para los frugívoros de dosel y pescadores en el sitio CH2. Para todos los sitios de estudio los morfoespacios resultantes, mostraron un mayor solapamiento entre gremios que los indicados por los análisis con tamaño (Figs. 4.8, 4.9, 4.10).

Los resultados del fMANOVA de los puntajes de los componentes retenidos por el método de la vara partida contra los gremios con más de una especie se resumen en la Tabla 4.15 (para todas las comparaciones ver Apéndice 4, Tablas A4.5.15 a 4.5.19 Solamente el ensamble de Campos y Malezales mostró diferencias significativas entre gremios, en cuyas comparaciones múltiples de a pares se encontraron diferencias solo entre los insectívoros de vuelo lento (inl) y los de vuelo intermedio (ins) ( $W=0,3198$ ,  $p$ -valor= 0,0185).

**Tabla 4.15.** Resultados del MANOVA filogenético, para cada ensamble de murciélagos estudiados para los componentes del PCA-ST retenidos por el método de la vara partida.

Ensamble	Componentes	g.l	Pillai	g.l.num	g.l.den	p-valor
Campos y Malezales	PC1-PC3	2	1,495	6	14	0,0014*
Chaco Húmedo-1	PC1-PC4	4	1,213	16	52	0,1718
Chaco Húmedo-2	PC1-PC4	1	0,712	4	3	0,3192
Chaco Seco	PC1-PC3	1	0,920	3	2	0,1178
Esteros del Iberá	PC1-PC5	3	1,330	15	30	0,1352
Paranaense-1	PC1-PC4	3	1,656	12	21	0,0593
Paranaense-2	PC1-PC4	3	1,461	12	21	0,1488

Referencias: *g.l.*: grados de libertad, Pillai: test de Pillai, *g.l.num*: grados de libertad del numerador, *g.l.den*: grados de libertad del denominador, \*: *p*-valor significativo <0,05 (i.e.  $H_0$  rechazada).

Los cálculos de índices de Jaccard (J) y Sørensen (S), así como también las fracciones única 1 y 2, mostraron resultados congruentes dentro de cada ensamble. Por cuanto, en adelante, se expondrán las relaciones entre gremios utilizando solo el índice de Jaccard (para contrastar con los valores de fracciones ver Apéndice 4. Tablas A4.5.20, A4.5.24 y para los de Sørensen Tablas 4.16 a 4.21). A diferencia de los análisis con tamaño, se observaron mayor solapamiento entre gremios, y una menor cantidad de ellos ocupando regiones propias en el morfoespacio. De modo que se obtuvo un porcentaje medio de índices indicando ausencia de solapamiento entre pares de gremios (entre 50 y 67%, salvo en CH-2 80%; Tablas de 4.16 a 4.21).

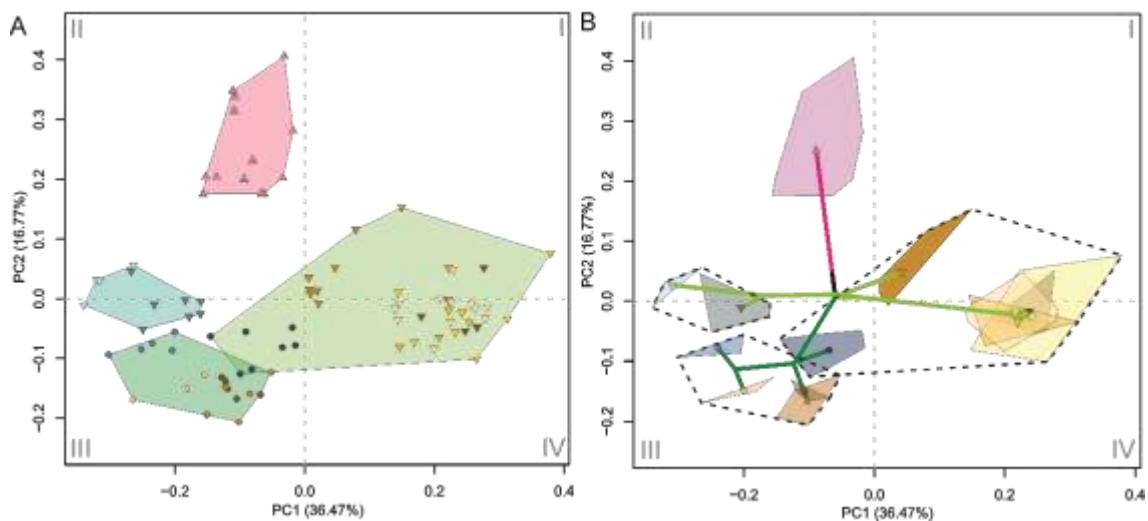
Los insectívoros de vuelo lento y rápido estuvieron presentes en todos los ensambles, en cuatro de los siete tuvieron índices de solapamiento más altos (Tablas 4.16 a 4.21) y mantuvieron su tendencia a agruparse a otros gremios, salvo en el Chaco Seco donde los grupos mantuvieron gran parte de su segregación en el morfoespacio (Fig. 4.9E). En Campos y Malezales y Chaco Húmedo-2 los de vuelo lento se ubicaron principalmente en el tercer cuadrante, mientras que los de vuelo rápido en el cuarto (Fig. 4.8A), mientras que para Chaco Seco, Esteros del Iberá y ambos de Paranaense estos estuvieron entre el segundo y tercero con una mayor extensión sobre el PC2 (Figs. 4.9E, 4.10B, D, F). En cambio, para el Chaco Húmedo-1 estos se presentaron en el primer y segundo cuadrante con una mayor extensión sobre el PC1. En el filomorfoespacio a su vez, las especies dentro de cada familia (i.e., vespertiliónidos y molósidos), en general presentaron ramas más cortas, entrecruzadas y con una mayor cercanía de sus nodos que fue evidente en una mayor superposición intraespecífica (Figs. 4.8B, 4.9B, D, F, 4.10 B, D, F).

Los insectívoros de vuelo mixto presentaron un solapamiento evidente en el ensamble del Chaco Húmedo-1 con los gremios de pescadores y frugívoros de dosel que mantuvieron extensiones y ubicaciones similares de sus ramas en el tercer cuadrante del filomorfoespacio (Fig. 4.9B). En la ecorregión de Campos y Malezales, se ubicaron cercanos al origen entre el tercer y segundo cuadrante en el extremo negativo del PC1 (Fig. 4.8A), cuyo hipervolumen se superpone parcialmente con los insectívoros de vuelo lento (Inl, J: ca. 0,06, Tabla 4.16). En el filomorfoespacio, las especies de laurinos mostraron largos de ramas similares a las especies de molósidos de vuelo rápido y se mostraron opuestas a los vespertiliónidos de vuelos lentos (Fig. 4.8B). En el Chaco Húmedo-1 este gremio se ubicó en el tercer cuadrante, mientras que en ambas Paranaenses cercano al primero (Figs. 4., 9, 4.10 respectivamente), en ambas presentaron un mayor solapamiento con las especies de filostómidos, para el CH-1 además se encontró cercano a los noctiliónidos (Tablas 4.17, 4.21). En general, estas especies se mostraron en un nodo separado a los demás vespertiliónidos y con una larga extensión de sus ramas (Fig. 4.9 B, 4.10D, E).

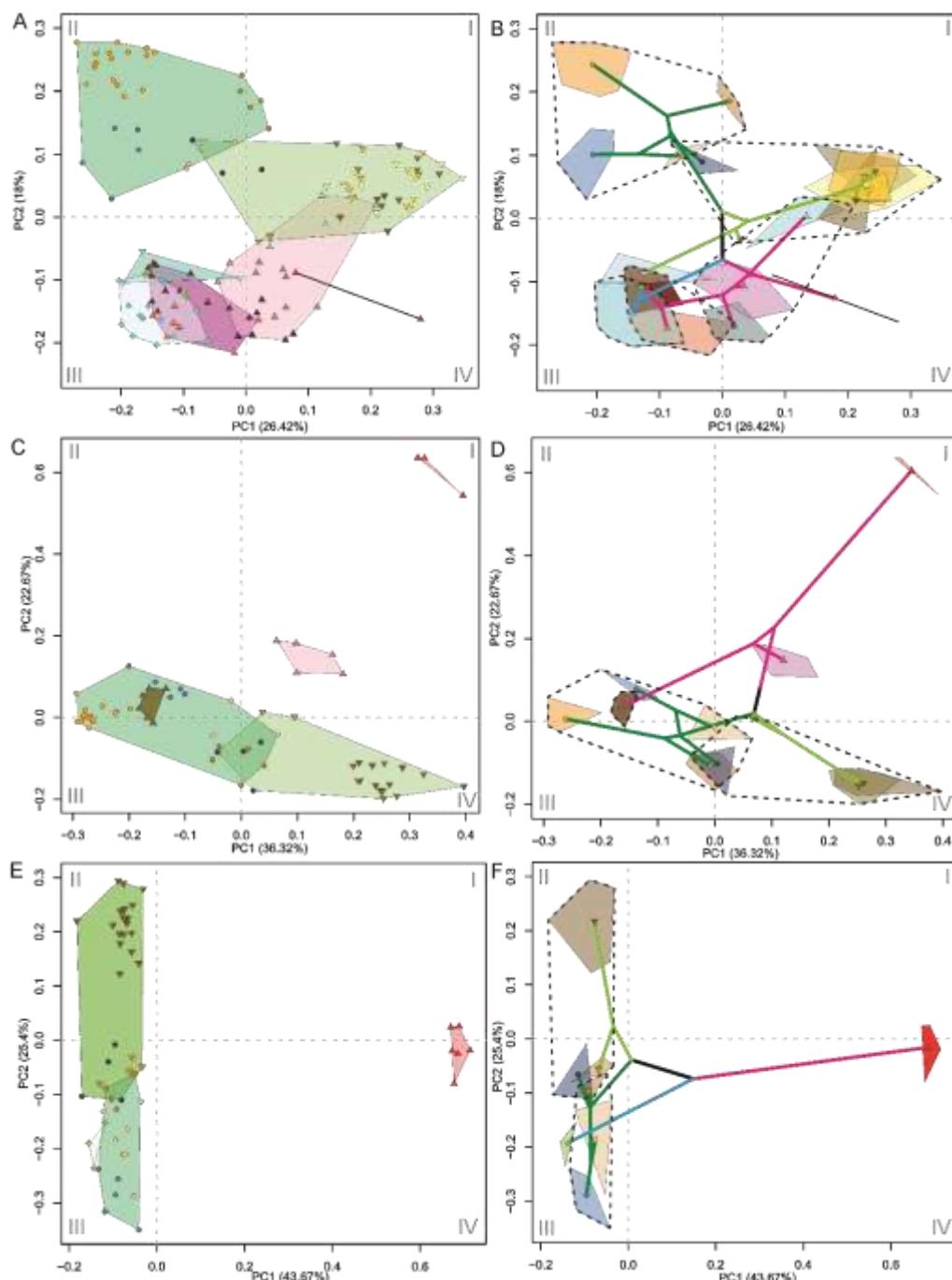
El gremio frugívoro de sotobosque, en Campos y Malezales presentó un largo de rama y extensión que correspondió a una segregación con los demás gremios y se ubicó en el segundo cuadrante (Fig. 4.8). En los ensambles de Paranaense, estuvieron cercanos al origen y con una mayor extensión sobre el PC1 (Fig. 4.10C y E), se encontraron solapados principalmente al gremio de insectívoros de vuelo lento (Inl, J, ca. 0,21 y 0,11 respectivamente, Tablas 4.21, Fig. 4.10). Además, en la Paranaense-2 tuvo alto solapamiento con los insectívoros de vuelo mixto

y la especie sanguívora, con ramas próximas entre el primer y cuarto cuadrante. En el Chaco Húmedo-1 estuvo solapado a todos los demás gremios, excepto a los insectívoros de vuelo rápido, compartiendo el gran parte del tercer cuadril con ramas muy cortas entrecruzadas y nodos muy cercanos (Fig. 4.9, Tabla 4.17). Al contrario, en el Chaco Húmedo-2 este grupo se mantuvo separado de los demás gremios en el primer cuadrante y con un nodo muy cercano al origen (Fig. 4.9, Tabla 4.18).

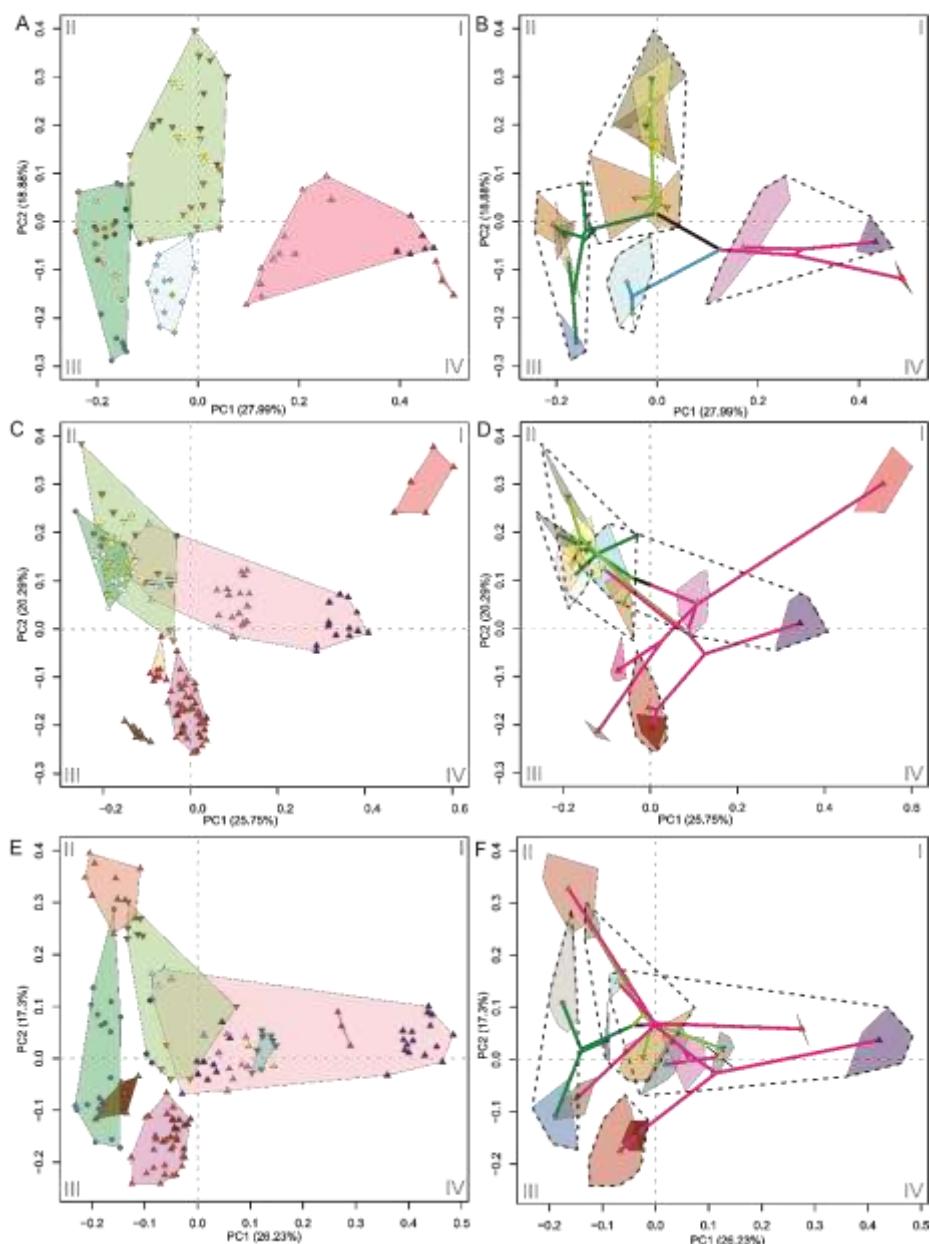
En cuanto a los demás gremios en cada ensamble, todos presentaron un mayor grado de superposición que los observados para los morfoespacios con tamaño. Entre los más evidentes, se encuentran en el ensamble de Paranaense-2 el nectarívoro que se presentó cercano a los nodos de los insectívoros de vuelo lento en el cuadrante doble negativo (inr, J, 0,005), mientras el carnívoro estuvo solapado a los insectívoros de vuelo rápido (principalmente a *Molossus fluminensis*) en el cuadrante doble negativo (inl, J, 0,003) (Fig. 4.10, Tablas 4.21). Para el Chaco Húmedo-2 el solapamiento más evidente en el morfoespacio fue entre la especie carnívora y los insectívoros de vuelo lento (inl, 3 spp. J, 0,07) cercanos al origen entre el segundo y el tercer cuadrante (Fig. 4.9, Tabla 4.18). En los Esteros del Iberá, los pescadores se mostraron solapados a los insectívoros de vuelo lento (J, 0,008) principalmente en el segundo cuadrante, a diferencia de otros ensambles, su rama estuvo más separada de las especies de filostómidos (Fig. 4.10A y B, Tabla 4.20)



**Figura 4.8.** Morfoespacios definidos por los dos primeros componentes del análisis de componentes principales sin tamaño, del ensamble de murciélagos de Campos y Malezales. A, ecomorfoespacio, B, filomorfoespacio. Referencias: los polígonos de colores indican la pertenencia de las especies a los diferentes gremios: □ frugívoro de sotobosque, ■ insectívoro de vuelo lento, ▨ insectívoro de vuelo rápido e ▲ insectívoro de vuelo mixto. Las especies están indicadas con los siguientes símbolos y colores: △ *Sturnira lilium*, ● *Molossops temminckii*, ▽ *Eptesicus furinalis*, ▼ *Myotis albescens*, ▽ *Myotis riparius*, ▽ *Myotis ruber*, ▽ *Myotis sp.*, ▼ *Lasiurus ega*, ▽ *Lasiurus blossevillii*, ● *Eumops patagonicus*, ● *Eumops bonariensis* ● *Molossus fluminensis*, ○ *Molossus molossus*.



**Figura 4.9.** Morfoespacios definidos por los dos primeros componentes del análisis de componentes principales sin tamaño, de los ensambles de murciélagos del Chaco. Ecomorfoespacios: A, Chaco Húmedo-1; C, Chaco Húmedo-2 y E, Chaco Seco. Filomorfoespacios: B, Chaco Húmedo-1; D, Chaco Húmedo-2; F y Chaco Seco. Referencias: los polígonos de colores indican la pertenencia de las especies a los diferentes gremios ■ carnívoro, □ frugívoro de dosel, ▨ frugívoro de sotobosque, ■ insectívoro de vuelo lento, ■ insectívoro de vuelo rápido, ■ insectívoro de vuelo mixto, □ pescador y ▢ sanguinívoro. Las especies están indicadas con los siguientes símbolos y colores: ▲ *Chrotopterus auritus*, ▲ *Sturnira lilium*, △ *Platyrrhinus lineatus*, △ *Carollia perspicillata*, ▲ *Artibeus fimbriatus*, ▲ *Artibeus lituratus*, ▲ *Artibeus planirostris*, ● *Molossops temminckii*, ▼ *Eptesicus furinalis*, ▼ *Myotis albescens*, ▼ *Myotis nigricans*, ▼ *Myotis riparius*, ▼ *Myotis ruber*, ▽ *Myotis simus*, ● *Eumops patagonicus*, ○ *Eumops perotis*, ● *Molossus fluminensis*, ○ *Molossus molossus*, ● *Molossops temminckii*, ▽ *Lasiurus ega*, ▲ *Noctilio albiventris*, ♦ *Noctilio leporinus*, ▲ *Desmodus rotundus*.



**Figura 4.10.** Morfoespacios definidos por los dos primeros componentes del análisis de componentes principales sin tamaño de los ensambles de Esteros del Iberá y Paranaense. Ecomorfoespacios: A, Esteros del Iberá; C, Paranaense-1 y E, Paranaense-2. Filomorfoespacios: B, Esteros del Iberá, D, Paranaense-1 y F, Paranaense-2. Referencias: los polígonos de colores indican la pertenencia de las especies a los diferentes gremios ■ carnívoro, □ frugívoro de dosel, ▨ frugívoro de sotobosque, ■ insectívoro de vuelo lento, ■ insectívoro de vuelo rápido, ■ insectívoro de vuelo mixto, ■ nectarívoro, ■ omnívoro, ■ pescador y ■ sanguinívoro. Las especies están indicadas con los siguientes símbolos y colores: ▲ *Chrotopterus auritus*, ▲ *Sturnira lilium*, ▲ *Platyrrhinus lineatus*, △ *Carollia perspicillata*, ▲ *Pygoderma bilabiatum*, ▲ *Vampyressa pusilla*, ▲ *Artibeus fimbriatus*, ▲ *Artibeus lituratus*, ● *Molossops temminckii*, ▼ *Eptesicus furinalis*, ▼ *Myotis albescens*, ▼ *Myotis riparius*, ▼ *Myotis ruber*, ▽ *Myotis simus*, ▽ *Myotis nigricans*, ▽ *Histiotus velatus*, ● *Eumops patagonicus*, ● *Eumops bonariensis*, ● *Molossus fluminensis*, ○ *Molossus molossus*, ○ *Nyctinomops laticaudatus*, ● *Tadarida brasiliensis*, ● *Molossops temminckii*, ● *Molossops neglectus*, ▽ *Lasiurus blossevillii*, ▲ *Glossophaga soricina*, ▲ *Tonatia bidens*, ▽ *Lasiurus blossevillii*, ▼ *Lasiurus ega*, ◆ *Noctilio albiventris*, ♦ *Noctilio leporinus*, ▲ *Desmodus rotundus*.

**Tabla 4.16.** Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) sin tamaño del ensamble de Campos y Malezales.

Campos y Malezales		Jaccard			
		frs	inl	inr	ins
Sørensen	frs		0,008	0	0
	inl	0,0164		0,0680	0,0003
	inr	0	0,1274		0
	ins	0	0,0006	0	

Referencias frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto. En la mitad superior los valores del coeficiente de Jaccard y en la mitad inferior los del coeficiente de Sørensen. Resaltado en verde el valor de mayor solapamiento y en salmón el de menor valor distinto de 0 (no existe solapamiento).

**Tabla 4.17.** Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) sin tamaño del ensamble de Chaco Húmedo-1.

Chaco Húmedo-1		Jaccard						
		frc	frs	inl	inr	ins	pes	san
Sørensen	frc	0,0253	0	0	0	0	0	0
	frs	0,0494		0,0446	0,0002	0,0002	0	0
	inl	0	0,0855		0,0259	0,0259	0	0
	inr	0	0,0004	0,0506		0,0113	<0	0
	ins	0	0,1049	0,0042	0,0113		<0	0
	pes	0	0	0	<0	<0		0
	san	0	0	0	0	0	0	

Referencias: frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto; san, sanguívoros; pes, pescador. En la mitad superior los valores del coeficiente de Jaccard y en la mitad inferior los del coeficiente de Sørensen. Resaltado en verde el valor de mayor solapamiento y en salmón el de menor valor distinto de 0 (no existe solapamiento).

**Tabla 4.18.** Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) sin tamaño del del ensamble de Chaco Húmedo-2.

Chaco Húmedo-2		Jaccard				
		car	frs	inl	inr	san
Sørensen	car	0	0	0,04	0	
	frs	0		0,0001	0	0
	inl	0	0,0003		0,067	0
	inr	0,07	0	0,1270		0
	san	0	0	0	0	

Referencias: car, carnívoro; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; san, sanguívoros (*Continúa en página siguiente*).

(Viene de la página anterior). En la mitad superior los valores del coeficiente de Jaccard y en la mitad inferior los del coeficiente de Sørensen. Resaltado en verde el valor de mayor solapamiento y en salmón el de menor valor distinto de 0 (no existe solapamiento).

**Tabla 4.19.** Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) sin tamaño del ensamble de Chaco Saco.

Chaco Seco		Jaccard			
		inl	inr	pes	san
Sørensen	inl	0,0410	0,0312	0	
	inr	0,0789		0	0
	pes	0,0606	0		0
	san	0	0	0	

Referencias: inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; san, sanguívoro, pes, pescador. En la mitad superior los valores del coeficiente de Jaccard y en la mitad inferior los del coeficiente de Sørensen. Resaltado en verde el valor de mayor solapamiento y en salmón el de menor valor distinto de 0 (no existe solapamiento).

**Tabla 4.20.** Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) sin tamaño del ensamble de los Esteros del Iberá.

Esteros del Iberá		Jaccard				
		frs	inl	inr	pes	san
Sørensen	frs	0,0365	0,0003	0,0002	0	
	inl	0,0705		0,0141	0,0089	0
	inr	0,0007	0,027		0	0
	pes	0,0004	0,0176	0		0
	san	0	0	0	0	

Referencias: frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; san, sanguívoro; pes, pescador. En la mitad superior los valores del coeficiente de Jaccard y en la mitad inferior los del coeficiente de Sørensen. Resaltado en verde el valor de mayor solapamiento y en salmón el de menor valor distinto de 0 (no existe solapamiento).

**Tablas 4.21.** Coeficientes de Jaccard y de Sørensen resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los análisis de componentes principales (PCA) sin tamaño de los ensambles de Paranaense.

Paranaense-1		Jaccard							
		car	frc	frs	inl	inr	ins	omn	san
Sørensen	car	0	0	0	0	0	0	0	0
	frc	0	0,0014	0,0041	0	0	0,0010	0	0
	frs	0,0029	0,1227	0,0112	0,0112	0,0008	0	0	0
	inl	0,0082	0,2185	0,1148	0,002	0,0043	0	0	0
	inr	0,0222	0,2060	0	0	0	0	0	0
	ins	0,0228	0,0043	0	0	0	0	0	0
	omn	0,0021	0,0016	0,0087	0	0	0	0	0
	san	0	0	0	0	0	0	0	0

Paranaense-2		Jaccard							
		car	frc	frs	inl	inr	ins	nec	san
Sørensen	car	0,0335	0,004	0,0019	0	0	0	0	0
	frc	0,0648	0,0083	0,0098	0	0	0	0	0
	frs	0,0096	0,0166	0,0592	0	0	0,0097	0,9717	
	inl	0,0038	0,0195	0,1118	0,0742	0	0,0384	0	
	inr	0	0	0	0,1372	0	0,002	0	
	ins	0	0	0	0	0	0	0	
	nec	0	0	0,0192	0,073	0,0058	0	0	
	san	0	0	0,5213	0	0	0	0	

Referencias: car, carnívoro; frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto; nec, nectarívoro; san, sanguívoros; omn, omnívoro. En la mitad superior los valores del coeficiente de Jaccard y en la mitad inferior los del coeficiente de Sørensen. Resaltado en verde el valor de mayor solapamiento y en salmón el de menor valor distinto de 0 (no existe solapamiento).

#### 4.3.2 Comparación entre ensambles y su relación con variables ambientales

El primer par de ejes de los análisis de PLS de la relación entre gremios, tanto de proporciones de especies (i.e., riqueza) como de parámetros de hipervolumen de los ecomorfoespacios con y sin tamaño, con las variables climáticas explicó más del 87% de la covariación (Prop. de spp.: 87%, CT: 89%, ST: 98%). Para los tres casos se observó una correlación muy alta y significativa entre los puntajes del primer par (Prop. spp. 0,89, CT 0,98, ST 0,87), mientras que para el segundo par no fue significativa (Tabla 4.22). En el primer par de ejes PLS de los tres análisis los dos ensambles Paranaenses se ubicaron hacia el extremo doble negativo y el ensamble del Chaco Seco en el doble positivo (Fig. 4.11A-C). El mayor ajuste se dio en los análisis con tamaño; en cambio cuando se analizaron en relación a la riqueza específica por gremios y morfoespacios sin tamaño, los ensambles ubicados en el centro se alejaron más por encima y debajo de la recta de covariación común.

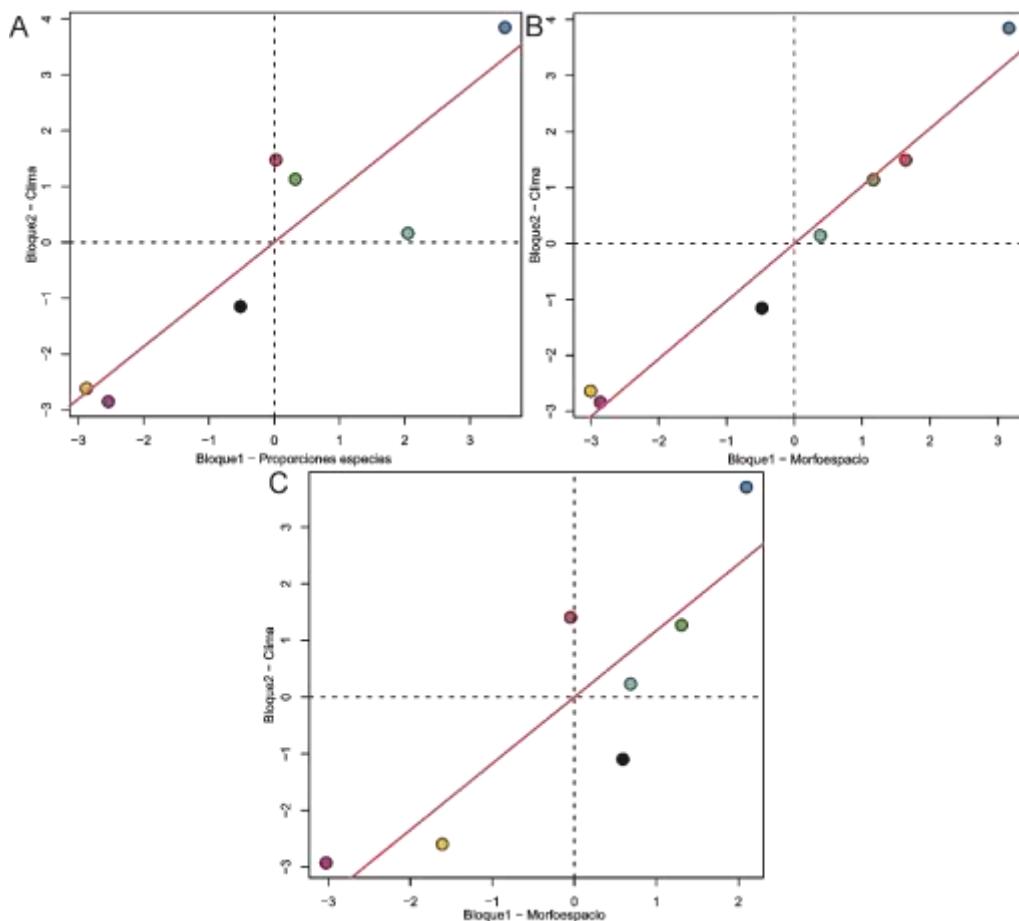
Para el caso de proporciones de especies, por encima de la recta se ordenaron ambos ensambles del Chaco Húmedo con valores cercanos a cero en el bloque 1 (eje *x*) y positivos en el bloque 2 (eje *y*), mientras que hacia abajo se dispusieron los ensambles de Campos y Malezales (cuadrante doble negativo) y de los Esteros del Iberá con valores positivos en el eje *x* y cercanos a cero en el eje *y* (Fig. 4.11A).

El análisis sin tamaño mostró una mayor dispersión y diferente ubicación de algunos ensambles. Por encima del eje de covariación común se ubicaron los ensambles del Chaco Húmedo-1 y Chaco Seco; cercanos al mismo, pero por debajo, se ubicaron el ensamble de Chaco Húmedo-2 (con valores más positivos para el bloque-1), Esteros del Iberá y Paranaense-2; y más alejado pero sobre el cuarto cuadrante (valores positivos en *x* y negativos en *y*) se ubicó el ensamble de Campos y Malezales (Fig. 4.11C).

**Tabla 4.22.** PLS para los análisis de relación entre ecomorfoespacio y variables ambientales.

	Pares de PLS	Valor individual	% de covar. Total	Correlación	p-valor
<b>Prop de spp. vs. variables climáticas</b>	1	4,9526	87,08	0,8958	0,0218
	2	1,7036	10,30	0,9932	0,2233
<b>Variables del ecomorfoespacio (CT) vs. variables climáticas</b>	1	5,4308	89,33	0,9837	0,0003
	2	1,6450	8,20	0,9519	0,7493
<b>Variables del ecomorfoespacio (ST) vs. variables climáticas</b>	1	3,6515	97,85	0,8709	0,0233
	2	0,4517	1,50	0,7112	0,9756

Referencias: CT, con tamaño; ST, sin tamaño.



**Figura 4.11.** Gráfico de covariación por las dos primeras dimensiones del PLS de variables del ecomorfoespacio y del ambiente, mostrando la distribución de los siete ensambles de murciélagos del Nordeste de Argentina. Referencias: A, con proporciones de especies B, con datos morfológicos con tamaño; C, con datos morfológicos sin tamaño. Los ensambles están representados en colores como: ● Campos y Malezales, ● Chaco Húmedo-1, ● Chaco Húmedo-2, ● Chaco Seco, ● Esteros del Iberá, ● Paranaense-1, ● Paranaense-2.

Para los análisis de riqueza específica por gremios y para el de parámetros de los hipervolúmenes de los ecomorfoespacios con tamaño, las variables del bloque 1 presentaron una correspondencia entre el número alto de especies y el mayor volumen de determinados gremios. Hacia los valores negativos las cargas más altas se dieron para los murciélagos frugívoros de sotobosque e insectívoros de vuelos mixtos (frs: Prop. spp. ca.-0,48 y CT ca. -0,69; ins: Prop. spp. ca. -0,4 y CT ca.-0,35), mientras que hacia los positivos estuvieron los pescadores e insectívoros de vuelo rápido (pes: Prop. spp. ca. 0,49, y CT ca. 0,37; intr: Prop. spp. ca. 0,22 y CT ca. 0,32). En conjunto, se denota una alta correspondencia entre las proporciones de especies y el tamaño del volumen de dichos gremios. En el análisis de riqueza también tuvo un coeficiente alto el gremio sanguívoro (ca. 0,17) hacia los valores positivos y frugívoros de dosel (ca. -0,38) junto con el carnívoro (ca. -0,28) hacia los negativos.

Contribuciones menores fueron dadas por el omnívoro y nectarívoro (ca. -0,18) e insectívoros de vuelo lento (ca. 0,09). Si bien en el análisis de ecomorfoespacios con tamaño, los mayores coeficientes de cargas los indicaron el tamaño de los volúmenes de los gremios, los coeficientes de solapamiento mostraron orientaciones diferentes en sus cargas. Hacia el lado negativo, la que más influyó fue la Fracción única 1 (ca. -0,17), seguida por valores menores de los determinantes de los índices de Jaccard y Sørensen (0,046), mientras que hacia el sentido positivo fue la Fracción única 2 (ca. 0,12). En el bloque 2, para ambos análisis las variables climáticas de precipitación anual, del mes y del trimestre más seco mostraron coeficientes altos hacia los valores negativos (Panu, Ptse, y Pmse ca. -0,4), mientras que la temperatura máxima y media, junto con la estacionalidad de las lluvias fueron las de cargas más altas hacia los valores positivos (Tmax ca. 0,4, Pest ca. 0,38, Tmed ca. 0,32) (para ver todos los valores de cargas y respectivos gráficos ver Apéndice 4.5, Tabla A.4.5.25 y Apéndice 4.6, Fig. 4.6.1 A, B, C y D).

En el análisis sin tamaño, el bloque 1 mostró la misma dirección (i.e., negativas o positivas) en la distribución de las cargas de los tamaños de los hipervolúmenes de los gremios indicados en el análisis con tamaño, excepto para los insectívoros de vuelo lento. Todos los determinantes de los índices tuvieron valores positivos más altos que los tamaños de los volúmenes, el más alto fue la Fracción única 2, seguida por los de Sørensen, Jaccard y Fracción única 1 (F2, ca. 0,70; S, ca. 0,36; J, ca. 0,34 y F1, 0,9 respectivamente). Entre los volúmenes, hacia el lado positivo los que más contribuyeron fueron los gremios insectívoros de vuelo rápido (ca. 0,18), seguidos por los de vuelo lento y sanguívoros (ca. 0,08) y pescadores (0,046). Los que menos contribuyeron fueron el gremio carnívoro y omnívoro (ca. -0,002). Hacia el lado negativo la mayor contribución la tuvo el gremio frugívoro de sotobosque (ca -0,32), seguido por los insectívoros de vuelo mixto (-0,04) y los frugívoros de dosel y nectarívoros (ca. -0,03). El bloque 2 presentó una alta similitud con los análisis anteriores, a diferencia del rango de temperatura anual que mostró valores un poco más bajos (ca. 0,12) (para ver todos los valores de cargas y respectivos gráficos ver Apéndice 4.5, Tabla A.4.5.25 y Apéndice 4.6, Fig. 4.6.1 E y F).

Los tres análisis explicaron aspectos diferentes del ordenamiento del ecomorfoespacio observado. En los análisis con proporciones de especies por gremios, para el bloque 1 (riqueza), el extremo positivo mostró ensambles que poseían una riqueza menor de especies y gremios (indicando mayor homogeneidad en los grupos). De manera inversa, el extremo negativo ubicó ensambles con una mayor riqueza de especies y gremios (indicando una mayor heterogeneidad

de grupos funcionales). Los valores de riqueza se encontraron dados principalmente por un aumento de especies de ambos gremios de frugívoros, en particular los de sotobosque, e insectívoros de vuelos mixtos. Todo esto, junto con la presencia, aunque en baja proporción, de los gremios carnívoro, nectarívoro y omnívoro, se hace evidente en ambos sitios en la ecorregión Paranaense. En el otro extremo los ensambles más empobrecidos, como el caso del Chaco Seco, se caracterizaron principalmente por un dominio de especies de cuatro gremios: insectívoros de vuelo lento y rápido, pescador y sanguívoros.

En el PLS de ecomorfoespacios con tamaño, las relaciones entre coeficientes indicaron una interacción opuesta de los tamaños de los hipervolúmenes, principalmente entre los gremios pescadores e insectívoros de vuelo rápido con el de frugívoros de sotobosque e insectívoros de vuelo mixto. Hacia valores positivos se ubican los ensambles con una mayor ocupación del morfoespacio por los gremios insectívoros de vuelo rápido y pescadores, con volúmenes pequeños o inexistentes de frugívoros de sotobosque e insectívoros de vuelo mixto, y viceversa hacia valores negativos. Por otro lado, también se destacan los valores opuestos de los determinantes de las Fracciones únicas, hacia el sentido negativo los de F1 y en sentido positivo los de F2. Los valores altos de los determinantes indican valores de Fracciones únicas próximos a 1 (e.g., F1 para PA1; ver Apéndice 4.5, Tablas A4.5.12) y los más bajos mayor proporción de Fracciones únicas bajas (e.g., F1 CH1; Apéndice 4. Tabla A4.4.8). De modo que hacia valores positivos se ubican los ensambles con valores de determinantes bajos de F1 y altos de F2 (e.g., ambos Chacos Húmedos) y viceversa hacia valores negativos (e.g., ambas Paranaenses). Lo cual responde a la estructura observada en los morfoespacios (Figs. 4.5, 4.6 4.7 y 4.8) y la dimensión espacial ocupada por gremios de volúmenes grandes y otros muy pequeños (i.e., mayor cantidad de gremios incluidos dentro de otros de mayor amplitud y ocupación). Es menester resaltar que la disposición de los ensambles en los ejes del PLS responde, entonces, a una combinación del tamaño de los volúmenes de determinados gremios y estructura general del morfoespacio.

En el análisis sin tamaño, el bloque 1 ubicó hacia valores positivos los ensambles, como por ejemplo el Chaco Seco (Fig. 4.11E), que poseían valores altos de determinantes de los índices de solapamiento y Fracciones únicas (i.e., una menor diferencia entre sus valores de las matrices de comparaciones de apares; Tabla 4.19, Apéndice 4.5 Tabla A4.5.22) indicando mayor homogeneidad y en particular menor superposición de los distintos gremios. En el extremo negativo, se muestra la relación inversa, donde se presentan ensambles, como por ejemplo Paranaense-2 (Fig. 4.11E), con valores más bajos de los determinantes de los índices

de solapamiento y Fracciones únicas (i.e., una mayor diferencia entre sus valores de las matrices de comparaciones de apares; Tabla 4.21, Apéndice 4.5 Tabla A4.5.24) indicando mayor heterogeneidad y en particular mayor superposición entre algunos gremios. A su vez, las relaciones entre coeficientes de los tamaños de los hipervolúmenes, aunque con menor carga que los índices, indicaron una interacción opuesta entre los gremios de insectívoros de vuelo rápido y lento con el de frugívoros de sotobosque. Siendo este último el que posee una carga negativa significativa.

En ambos análisis CT y ST, la relación entre volúmenes ocupados por los gremios se correspondió a los observados en el análisis de riqueza específica, principalmente por un dominio de los frugívoros de sotobosque, evidente en los ecomorfoespacios de ambos ensambles Paranaenses (Figs. 4.7C, E y 4.10C, E). En general puede observarse a los gremios sanguinívoro e insectívoros de vuelo mixto incluidos dentro del morfoespacio ocupado por los frugívoros de sotobosque. Contrariamente, el ensamble del Chaco Seco (Figs. 4.6E. y 4.9E), no incluye volúmenes de frugívoros, pero si de los gremios insectívoros tanto de vuelo lento como rápido de gran tamaño, pero con grados de solapamientos bajos (i.e., volúmenes amplios similares en el morfoespacio, que no se incluyeron dentro de otro gremio de mayor amplitud y ocupación del morfoespacio).

Los cambios para el bloque 2 fueron equivalentes para todos los análisis, donde se observaron relaciones opuestas entre las variables climáticas dadas por el sentido de sus cargas. Los extremos positivos representaron menores valores de temperaturas máximas y media, junto con la estacionalidad de las lluvias, acompañadas por mayores precipitaciones anuales del mes y del trimestre más seco. Esto presentó relación con los dos ensambles de las selvas Paranaenses, en cambio la relación inversa se dio en el ensamble del Chaco Seco.

## 4.4 Discusión

### 4.4.1 Caracterización ecomorfológica de los ensambles

La estructura de los morfoespacios respondió a una combinación de los factores estudiados: riqueza específica, forma (i.e., tamaño y figura; véase Vizcaíno et al. 2016) del cráneo y los gremios representados. Los siete ensambles mostraron algunas similitudes entre sí y diferencias sustanciales. En general, el tamaño fue una variable preponderante en la estructuración de los morfoespacios, representado por gremios de una composición y organización diferente con la mayoría de los taxones separados dentro de cada sitio. Asimismo, los morfoespacios resultantes estuvieron estructurados también por variables implicadas en la toma y procesamiento del alimento, principalmente por rasgos mandibulares. Los ensambles con alta diversidad ecológica y riqueza de especies ocuparon una mayor parte del ecomorfoespacio.

Los grupos tróficos mostraron un menor solapamiento en los análisis con tamaño (i.e., forma), mientras que en los sin tamaño (i.e., figura o *shape*) tuvieron una superposición mayor. En los ensambles estudiados, las especies más pequeñas fueron las del género *Myotis* y *Eptesicus* (insectívoros de vuelo lento; gremio representado en todos los ensambles), mientras que entre las especies de mayor tamaño estuvieron los géneros *Chrotopterus* (carnívoro), *Artibeus* (frugívoros de dosel), *Eumops* (incluyendo a *E. perotis*, insectívoro de vuelo rápido) y *Noctilio* (pescadores). En todos los casos, los murciélagos insectívoros de los distintos grupos funcionales representaron gran parte del rango de tamaños (i.e., ocuparon todo el eje del PC1). Sin embargo, se obtuvo segregación de tamaño, particularmente, entre los insectívoros de vuelo lento y rápido, incluso dentro de cada clado. Por ejemplo, entre los molósidos el único insectívoro de vuelo lento es *Molossops temminckii*, el cual ocupa una región próxima a los vespertiliónidos del mismo gremio y posee una menor masa corporal que los demás insectívoros de vuelo rápido. Si bien los insectívoros de vuelo mixto no se segregaron en tamaño, si lo hicieron en figura. Esto se corresponde con los estudios de Giménez y Giannini (2017) para ensambles de murciélagos insectívoros en la Patagonia argentina, donde se identificaron tres morfotipos segregados en función a un gradiente de tamaños y robustez de rasgos anatómicos craneomandibulares. En los murciélagos frugívoros también se observó segregación de tamaños entre ambos grupos funcionales cuando se presentaron juntos en un mismo ensamble, encontrándose los frugívoros de dosel entre los de mayor tamaño; sin embargo, a diferencia de los insectívoros, mostraron poca disparidad de tamaño (i.e., rango estrecho de valores del PC1) pero mayor disparidad de figura (i.e., rango amplio de valores de PC2). Particularmente, para los murciélagos es conocido el rol del tamaño en la especialización dietaria; como lo señalan Aldridge y Rautenbach (1987), las

especies de mayor masa corporal se alimentan de presas y/o pueden acarrear ítems alimentarios más grandes que aquellas más pequeñas, lo que a su vez facilita la divergencia dietaria.

La variación en tamaño estuvo inversamente asociada a la robustez de los rasgos craneomandibulares, de modo que tamaños pequeños se asociaron a mayores áreas de anclaje de los músculos aductores en la mandíbula, a mandíbulas más gruesas y una estructura dental más desarrollada, mientras que los más grandes se vincularon con cráneos de rostros alargados y angostos. En líneas generales, esto concuerda con el patrón general descripto en diferentes grupos de mamíferos (e.g., antílopes, suricatas, murciélagos, y ardillas) en los que las especies más pequeñas se caracterizan por cráneos robustos del tipo braquicefálico y aquellas más grandes por poseer cráneos más gráciles del tipo doliccefálicos (Cardini & Polly 2013). Estas tendencias pueden observarse tanto a nivel macroevolutivo como dentro de cada linaje (véase Cassini 2013 y referencias allí citadas). Este conjunto de rasgos resulta en un sistema biomecánico musculosquelético (Sinclair & Alexander 1987) cuyo resultado físico es la fuerza de mordida, que posee una interacción tangible con la ecología alimentaria (Sakamoto 2021). La fuerza de mordida, a su vez, está fuertemente correlacionada con el tamaño del cuerpo y la cabeza en tortugas (Herrel & O'Reilly 2006), lagartijas (Verwaijen et al. 2002, Husak et al. 2006), caimanes (Erickson et al. 2003) y mamíferos (Davis et al. 2010). En consecuencia, los animales más grandes no solo podrían ampliar la diversidad de su dieta al capturar presas más grandes que las más pequeñas, sino también al capturar presas más duras (Aguirre et al. 2003).

En murciélagos, particularmente en filostómidos, se ha postulado que la mayor parte de la variación en la fuerza de mordida se explica por diferencias en el tamaño del cuerpo más que por rasgos craneales específicos (Aguirre et al. 2002). Por otra parte, Herrel et al. (2007) concluyeron que especies de largatijas con cráneos largos, músculo temporal de longitudes de fibra cortas, pero con mayor masa, muerden más fuerte. Sin embargo, cuando se estudian los ensambles de murciélagos, el tamaño no es el único factor que explica la partición del recurso; la ventaja mecánica del sistema de palanca mandibular (independiente del tamaño) permiten explicar las compensaciones entre la fuerza y la velocidad de mordida que influyen en la selección y manipulación de presas (Senawi et al. 2015). Por otro lado, otros autores han señalado que los murciélagos conocidos por especializarse en presas duras (e.g., artrópodos de exoesqueleto duro o frutas de tegumento duro) presentan rasgos más robustos, mientras que las especies que incorporan presas y/o ítems más blandos presentan rasgos asociados a morfologías más gráciles, que estarían estrechamente relacionadas a la facultad de priorizar el desarrollo de fuerzas o velocidad durante la mordida (Freeman 1988, 1995, 2000; Nogueira et al. 2005).

Más recientemente, Ramírez-Francel et al. (2021) demuestran que parte de la variación en las fuerzas de mordida no explicadas por diferencias en el tamaño se puede atribuir a diferencias

en la forma del cráneo y la mandíbula asociadas con cambios a gran escala en la longitud del cráneo y cambios a pequeña escala en las áreas de inserción muscular. En el ensamble aquí estudiado, las especies de rostros más cortos, cráneos más altos y con un mayor desarrollo del proceso coronoideo, fueron al mismo tiempo las de mayores tamaños (e.g., *Noctilio leporinus* y *Molossus fluminensis*). Estos rasgos, se encuentran vinculados a una mayor superficie de inserción para el músculo temporal, relacionado al cierre de la mandíbula y con implicancias en la captura de presas (Freeman 1979). Otro rasgo que fue reportado en trabajos de dietas durófagas, pero que no fue observado para los ensambles estudiados, es el mayor desarrollo de las crestas sagitales en los cráneos (Freeman 1979, Dumont 1999).

El gremio carnívoro (representado por *Chrotopterus auritus*) en los ensambles de CH1 y ambos sitios de Paranaense, se ubicó muy cercano a las especies frugívoras de dosel (del género *Artibeus*), en el extremo positivo del PC1. Esto puede deberse en parte a rasgos compartidos, como cráneos proporcionalmente alargados, volúmenes cerebrales más grandes y modificaciones dentales que mejoran la capacidad de agarre de ítems de mayores tamaños (Freeman 1984) y a su pertenencia a la misma familia (Phyllostomidae).

La presencia del gremio sanguívoros (representado por *Desmodus rotundus*) en el extremo positivo del PC2, podría relacionarse a su extrema especialización en una dieta basada en fluidos, donde la fuerza de mordida es reducida comparada con otras especies de masa corporal similar (Hermanson & Carter 2020), tal como se refleja en el proceso coronoides menos desarrollado. Greenhall (1972) y Fenton et al. (1998), señalan que los murciélagos vampiros se caracterizan por una dentición anterior altamente afilada, con incisivos en forma de cuchillas, que resultan eficaces para cortar las pieles y obtener así sangre de sus presas, limitando considerablemente su amplitud trófica. En general en todos los ensambles en los cuales los gremios sanguívoros y ambos frugívoros estuvieron presentes compartieron parte del morfoespacio y se mantuvieron muy cercanos, probablemente en respuesta a una señal filogenética dada por su pertenencia a la misma familia (Phyllostomidae).

En los ecomorfoespacios resultantes de los análisis sin tamaño se produjo un mayor solapamiento entre gremios y los agrupamientos observados se correspondieron principalmente a morfologías asociadas a demandas funcionales similares de los diferentes comportamientos alimentarios. En general, los solapamientos observados fueron más notorios entre macrogremios de murciélagos, como los frugívoros e insectívoros. En algunos casos relacionado con rasgos asociados a un mayor desarrollo de los músculos implicados en la masticación, y a un sistema de palancas que les permitirían una mayor fuerza de mordida en especies de hábitos durófagos, como los insectívoros que se especializan en presas de caparazón duro (e.g., los de los géneros *Eumops*, *Molossus*) y los frugívoros que se especializan en frutos duros como higos (e.g., los del género

*Artibeus*). En relación a esto, los estudios de alometría de Mosimann (1970), señalan que la remoción del tamaño consecuentemente lleva a un mayor, aunque no completo, solapamiento entre diferentes grupos dietarios en el morfoespacio. Esto, además, presenta evidencia a favor de que la forma cumple un rol importante en la segregación de especies simpátricas (ver Jarman 1974; Bodmer 1989; Vizcaíno 2000; Vizcaíno et al. 2004, 2011). Sin embargo, la superposición entre grupos también puede deberse a que las especies de hábitos generalistas comparten los ítems consumidos, a pesar de poseer predominancia de uno u otro, a diferencia de aquellas que desarrollan especializaciones alimentarias (Fleming 1986b).

Los índices de solapamiento indicaron que gran parte de la estructuración de los ensambles estaba dada por gremios que, en la mayoría de los casos, salvo para el Chaco Húmedo-1 y en los análisis sin tamaño, se mostraron segregados y con volúmenes de ocupación diferente en los morfoespacios. La mayor extensión y ocupación por parte de los distintos gremios que mostraron una superposición más evidente (i.e., hipervolúmenes compartidos), estuvo relacionado a la mayor riqueza y diversidad, tanto de especies como de gremios presentes en los distintos ensambles, que en gran parte se correspondió a una mayor complejidad ambiental.

La especie nectarívora *Glossophaga soricina* (presente únicamente en el sitio PA2 de la región Paranaense) se encontró ocupando el mismo espacio que la especie insectívora de vuelo rápido *Nyctinomops laticaudatus*, y esto puede deberse en parte a que ambas especies tienen cráneos proporcionalmente similares en tamaño, angostos y con puntos de anclaje de mayor robustez. Al igual que para algunos frugívoros, existen trabajos que reportan para *Glossophaga* el hábito de incorporar insectos en la dieta que estarían relacionados a complementar sus requisitos nutricionales (Kunz & Diaz 1995, Herrera et al. 2001, Clare et al. 2014). Además, las especies del género *Nyctinomops*, insectívoros de vuelo rápido, son conocidas por presentar las morfologías más gráciles entre los murciélagos molósidos, relacionada principalmente al consumo de insectos de cuerpo blando como polillas (Ross 1967; Easterla & Whitaker 1972; Freeman 1981a y b; Milner et al. 1990). Asimismo, ambas especies se solaparon en parte con el morfoespacio ocupado por las especies insectívoras de vuelo lento, las cuales se caracterizan por la presencia de rasgos gráciles.

Otros gremios que mostraron tendencias al solapamiento fueron los pescadores e insectívoros de vuelo lento en el ensamble de los Esteros del Iberá, dado principalmente por rasgos morfológicos que comparten en relación a un consumo recurrente de insectos en sus perfiles dietarios (Hooper & Brown 1968, Kalko et al. 1998). Simultáneamente, estos rasgos morfológicos del cráneo se encuentran estrechamente vinculados a llamados de ecolocalización oral que comparten ambos grupos tróficos, a diferencia de especies con hábitos carnívoros con ecolocalización nasal (Santana & Cheung 2016).

En algunos ensambles, la superposición entre gremios insectívoros fue muy alta, pero al mismo tiempo las especies representadas se caracterizaron por una diferenciación funcional (e.g., en relación a distintas estrategias de vuelos o áreas de forrajeo). Casos similares fueron señalados para gremios de ensambles de murciélagos presentes en Madagascar (Ranivo & Godman 2007). En todos los ensambles el grupo de especies de *Myotis* mostró un alto solapamiento interespecífico, probablemente relacionado al consumo de ítems dietarios similares (presas pequeñas y blandas); además estas especies se caracterizan por ser morfológicamente crípticas (Larsen et al. 2012). Sin embargo, dentro de un ensamble, éstas pueden presentar diferentes estrategias de forrajeo, como *Myotis albescens* que entre sus modos de alimentación se incluyen el de capturar insectos volando al ras del agua (Braun et al. 2009 y referencias allí citadas). Las especies del género *Artibeus* que se encontraron simpátricas para algunos sitios (*A. lituratus* y *A. fimbriatus*) también se ubicaron muy próximas entre si formando polígonos reducidos en el morfoespacio, lo que se correlaciona con los antecedentes dietarios que indican preferencias similares de sus ítems consumidos (Sánchez et al. 2012a).

La disponibilidad de información sobre los ítems consumidos por las especies estudiadas es muy dispar, siendo en algunos casos escasa y limitada. Esta falta de especificidad de presas consumidas es frecuente en la mayoría de los trabajos de murciélagos, en gran medida como resultado de que los contenidos estomacales o de fecas son difíciles de identificar (Kalko 1998, Patterson et al. 2003). Particularmente, para las dietas insectívoras, los restos de artrópodos suelen estar muy fragmentados y llegar a niveles taxonómicos específicos resultan imposible sin realizar análisis moleculares de las muestras (Ingala et al. 2021). Es conocido que las interpretaciones de los enfoques correlacionales de la ecomorfología dependen críticamente de la caracterización ecológica disponible para las especies (Swartz et al. 2003). Debido al desconocimiento trófico detallado, las interpretaciones del diseño biológico podrían verse influenciadas por factores como cambios en los hábitos dietarios frente a variaciones ambientales particulares (Grant 1986, Grant & Grant 1989). Sin embargo, si solo se realizarán inferencias a partir de los datos dietarios específicos y locales disponibles, los patrones de correlación entre la morfología de las especies y la ecología alimentaria serían limitados. Por este motivo la clasificación de los murciélagos en grupos tróficos, a pesar de las variaciones individuales, permite probar hipótesis adaptativas que muestren tendencias o patrones generales en el uso del espacio por parte de las especies simpátricas.

#### 4.4.2 Estructura de ensambles y variables ambientales de las ecorregiones estudiadas

De lo dicho anteriormente se desprende que los ensambles presentaron diferente estructura y organización de los ecomorfoespacios. Los hipervolúmenes y las comparaciones de su tamaño y niveles de superposición y/o segregación entre los gremios resultaron útiles para cuantificar dichos atributos. Esto permitió analizar la riqueza específica y la estructuración de los ecomorfoespacios en función de los gremios, junto con las características climáticas de cada ecorregión. Los resultados obtenidos indicaron una asociación entre la estructuración de los ecomorfoespacios y productividad primaria para los ensambles del Nordeste de Argentina, siendo mejor el ajuste cuando se utilizaron los ecomorfoespacios que incluyen al tamaño como un factor importante en su estructuración. En general, los ensambles con alta riqueza y diversidad de grupos tróficos y grados de solapamiento se relacionaron a ambientes que presentaban elevados niveles de precipitaciones y consecuentemente a altas tasas de productividad.

Al mismo tiempo, la presencia de murciélagos frugívoros de sotobosque, que ocuparon grandes volúmenes del morfoespacio, caracterizaron a los ambientes de alta productividad. Muchos trabajos señalan la importancia de los murciélagos como bioindicadores de ambientes en relación a la sensibilidad que tienen a diversos factores que afectan su supervivencia y el tamaño de sus poblaciones (Jones et al. 2009, Medellín & Víquez-R 2014). Además, numerosos estudios coinciden en la estrecha relación existente entre cambios en la estructura y composición de los ensambles determinadas por diferencias en los factores de productividad ambiental y consecuente disponibilidad de recursos (Currie et al. 2004, Stevens 2004, Buckley et al. 2010, McNab 2010, Barbero 2021). En este sentido, ecorregiones como la Paranaense albergan una mayor riqueza de especies y diversidad de gremios tróficos que se encuentran compartiendo un morfoespacio con altos grados de solapamiento. Como lo señalan algunos autores, las selvas lluviosas presentan condiciones climáticas favorables que aumentan la productividad (Matteucci et al. 2021). Estos ambientes están relacionados con una mayor abundancia y heterogeneidad de recursos alimentarios durante todo el año, que podrían albergar un mayor número de especies de diferentes tamaños y roles ecológicos (Flombaum & Sala. 2011). La relación opuesta se encontró para el ensamble del Chaco Seco, que se caracterizó por una menor riqueza específica y la dominancia de gremios insectívoros con amplios volúmenes ocupados en morfoespacios funcionales diferentes (i.e., menor superposición y distribuciones desagrupadas). Por otro lado, en los Esteros del Iberá la superposición interespecífica entre gremios de insectívoros tanto de vuelo lento como rápido, podría estar relacionada a una mayor disponibilidad de insectos asociados a los cuerpos de agua (ver Argoitia & Collett 2021b). Este tipo de aproximaciones se realizaron en otros ensambles de murciélagos de Argentina por Giménez y Gianinni (2017). Estos autores compararon la estructura

del ecomorfoespacio de ensambles patagónicos *vs.* no-patagónicos donde, a pesar de sus similitudes, observaron un grado de solapamiento más bajo para las especies patagónicas. Este trabajo señala que esa diferencia podría estar reflejando el efecto del éxito de dispersión limitado en una región hostil para la supervivencia de los murciélagos. Condiciones de temperaturas muy bajas y una fuerte estacionalidad (i.e., mayores fluctuaciones de los recursos a lo largo del año) resultan en una menor productividad que podrían limitar el hábitat de muchas especies y poblaciones abundantes de murciélagos.

Las dimensiones de nicho que determinan niveles de especialización (i.e., generalistas *vs.* especialistas) dependen de características de los ambientes donde habitan los organismos (i.e., homogéneos *vs.* heterogéneos) (Glanz 1982, McNab 1982, Speakman & Thomas 2003, Boyles et al. 2008). Como lo señalan Moreno et al. (2006), muchos estudios sobre ensambles de murciélagos muestran que la riqueza no está influenciada por procesos como las interacciones ecológicas y que en gran parte pueden estar relacionados a la heterogeneidad ambiental local. Estos hallazgos se encuentran estrechamente relacionados con la teoría de nichos; sin embargo, esto no representa la complejidad ecológica real de los ensambles, que incluyen otras dimensiones además de los aspectos tróficos y espaciales. Para poder aproximar los resultados obtenidos a un ajuste real a la teoría de nichos se deberían contemplar un mayor número de factores. En este sentido, numerosos autores señalan que la ecolocalización es un factor clave asociado a cambios en las áreas de alimentación, modos de alimentación y dietas, que permitió a los murciélagos explotar una multitud de nichos nocturnos (Fenton 1985, Arita & Fenton 1997, Kalko & Schnitzler 1998, Schnitzler & Kalko 1998, Denzinger et al., 2018). A pesar de esto, los análisis de las dimensiones tróficas y espaciales de nicho realizados permiten tener una aproximación ecomorfológica relacionada a la evolución adaptativa de los rasgos morfológicos de las especies coexistentes estudiadas.

En este capítulo se realizó un estudio ecomorfológico de comunidades que permitió caracterizar a siete ensambles de murciélagos del Nordeste de Argentina, teniendo en cuenta la morfología craneomandibular y rasgos ecológicos de sus especies. Se describieron cambios de los rasgos anatómicos en función a especializaciones dietarias y se analizó la estructuración del ecomorfoespacio por parte de los diferentes gremios y grupos funcionales presentes. En general, el espacio multivariado ocupado por las especies insectívoras fue más amplio en los ensambles donde estuvieron ausentes las especies de los gremios frugívoros. Además, cuando la riqueza de especies fue alta en ambos gremios su superposición fue mayor. Los grados de solapamiento entre gremios presentaron una correspondencia con los diferentes ambientes y sus respectivas tasas de productividad primaria. A pesar de que los análisis llevados a cabo en este capítulo solo se limitan

a un pequeño número de sitios, han permitido tener una aproximación al conocimiento de la estructura y organización de los ensambles de murciélagos de la región. Una combinación con mayores esfuerzos de campo ofrecerá una interpretación más completa y ajustada a los patrones observados. Estos resultados brindan conocimientos acerca de la dinámica funcional para un gran número de especies y representan nuevos aportes al conocimiento de la biología e historia natural de la quiropterofauna de una de las regiones de mayor diversidad de murciélagos del país.

## CAPÍTULO 5. Conclusiones

---

La aproximación seguida a lo largo de esta tesis presentó diferentes casos de estudio aplicando el paradigma de correlación forma-función para evaluar la variación de forma y el desempeño (performance). En este sentido, se exploró como la morfología (craneodentaria y alar) juega un rol fundamental en la determinación de los hábitos alimentarios de diferentes especies de murciélagos, en distintos niveles biológicos y escalas espaciales de estudio. Este grupo de animales es caracterizado como uno de los ejemplos más extremos y notables de la relación entre forma y función por presentar una gran diversidad morfológica, tanto de los cráneos -en estrecha relación con sus hábitos tróficos- como de las extremidades anteriores transformadas en alas.

En los distintos capítulos, se señaló como los estudios ecomorfológicos son una herramienta fundamental para la comprensión de la relación entre forma y función del diseño biológico en respuesta al uso del entorno y las restricciones evolutivas. Particularmente, se observó cómo estos estudios en murciélagos permiten explorar relaciones ecológicas y comportamientos que muchas veces son difíciles de estudiar en este grupo de mamíferos. Los diferentes análisis multivariados y tratamientos de los datos (morfométricos y ecológicos) realizados permitieron responder a las hipótesis planteadas respecto a las relaciones entre la morfología craneomandibular, parámetros aerodinámicos, ecología dietaria y factores ambientales. Las principales conclusiones de cada capítulo se resumen a continuación:

1) Los aspectos de la frugivoría y variaciones intraespecíficas de *Sturnira lilium* incluyeron toda la información dietaria disponible a lo largo de su distribución, a partir de la revisión de 22 publicaciones de los últimos 30 años. Los datos dietarios correspondieron a 67 especies de plantas de cinco tipos de frutos (baya, sicono, espádice, eterio y drupa) en seis ecorregiones (Bosque Costero *Serra do Mar*, Bosque interior de Bahía, Paranaense, Yungas, Campos y Malezales y Cerrado de Brasil). Este estudio, que incluyó 433 especímenes, reveló:

- Vacíos de información sobre la ecología trófica de la especie, particularmente en el Nordeste de Argentina, Sureste de Brasil y gran parte de Uruguay y Paraguay.

- Una integración del cráneo y mandíbula dada principalmente por la variación en el largo de los caninos.

- Rasgos anatómicos más robustos en función a la incorporación de frutas más duras (e.g., siconos) en la dieta, con un consecuente aumento en la fuerza de mordida, que las demandadas por los frutos blandos (e.g., las bayas y espádices).

-Rasgos craneanos asociados a dietas con tendencia a la durofagia, como ser: disposición del área de anclaje del músculo temporal (i.e., cráneos de menor longitud y más altos), con rostros e hilera de dientes más cortas y dentarios más altos.

-Patrones de covariación entre la morfología craneal y los perfiles dietarios que permitieron realizar predicciones sobre otras ecorregiones que no contaban con datos de ítems consumidos (Bosque Costero de Bahía, Chaco Húmedo, Chaco Seco, Deltas e Islas del Río Paraná y Cerrado de Paraguay).

En general estas tendencias mostraron cierta independencia del gradiente geográfico, y covariarían con la disponibilidad de plantas presentes en cada región. Además, se conformaron bases de datos de gran relevancia para futuros estudios donde se sintetiza toda la información publicada para el área de estudio.

2) La aproximación al conocimiento de la dinámica funcional de un ensamble de murciélagos insectívoros y los métodos de contorneado de imágenes para la cuantificación de las superficies de los patagios y técnicas de morfometría geométrica permitieron analizar la morfología alar de seis especies molósidos. La relación de la morfología de las alas con las estrategias de forrajeo se explicaron en base a diferencias de tamaño, área y forma (principalmente en alas cortas y anchas vs. largas y angostas) y permitieron inferir:

-Tipos de vuelos que señalaron una segregación entre especies, incluyendo vuelos maniobrables como *Molossops temminckii* y vuelos rápido como *Eumops patagonicus*, *Eumops perotis*, *Molossus molossus*, *Molosssus fluminensis*.

-Una correspondencia entre las diferentes estrategias de búsqueda y la adquisición de presas que se relacionó a un patrón de uso diferencial del espacio.

-El uso de un gradiente de ambientes, desde entornos vegetados asociados a vuelos maniobrables, a otros de vegetación de estratos bajos sin obstáculos asociados a especies de vuelos rápidos.

-Comportamientos de forrajeo a partir de la presencia de rasgos morfológicos, que podrían resultar en facultades diferentes a las asignadas por similaridad morfológica y grado de parentesco, como el caso de *Cynomops planirostris* que, a pesar de su asignación de vuelos rápidos, podrían realizar vuelos maniobrables.

-Correspondencias entre características acústicas de las llamadas de búsqueda de presas y los ambientes de forrajeo, que se pudieron vincular al conocimiento de la dieta de las especies (e.g., *Eumops perotis*, de vuelo rápido, emite una señal de baja frecuencia de duración e intervalos largos, asociados a la detección de presas grandes).

Además, a pesar de contarse con antecedentes de estudios utilizando este tipo de exploraciones, hasta el momento estas herramientas habían tenido un uso limitado en aspectos de la morfología externa de murciélagos en relación a la de otros mamíferos. Al mismo tiempo, los resultados obtenidos destacan la utilidad de estas técnicas sobre tejidos blandos en aproximaciones ecomorfológicas y constituye el primer antecedente de este tipo para los murciélagos de Argentina.

3) El abordaje ecomorfológico de comunidades de murciélagos permitió vincular la estructura, organización y ocupación diferencial o solapamientos de especies de siete ensambles del Nordeste de Argentina con variables ambientales descriptoras de la productividad primaria. Esta región, alberga una de las faunas de murciélagos más diversas del país (47 spp.) que representan una amplia variedad de hábitos alimentarios. Las 31 especies estudiadas pudieron caracterizarse teniendo en cuenta diez grupos tróficos (carnívoro, frugívoro de dosel y de sotobosque, omnívoro, insectívoro de vuelo lento, rápido y mixto, nectarívoro, pescador y sanguívoro) en cinco ecorregiones (Chaco Húmedo, Chaco Seco, Paranaense, Campos y Malezales y Esteros del Iberá). La estructura de los ensambles se comparó teniendo en cuenta variables climáticas indicadoras de productividad primaria que dieron lugar a los siguientes hallazgos:

-Las principales variables morfológicas craneomandibulares que estructuraron el morfoespacio fueron distintas en cada ensamble y se relacionaron a cambios en el tamaño general del cráneo y la robustez/gracilidad de rasgos vinculados a diferentes demandas mecánicas de las distintas dietas.

-Los ecomorfoespacios mostraron una organización, en función a la diversidad de gremios y riqueza de especies, con distintos patrones de solapamientos entre grupos.

-En general, los gremios más solapados fueron los insectívoros y frugívoros. Así mismo, la disminución del número de gremios aumentó la segregación entre los demás grupos funcionales.

-Los ensambles de la ecorregión Paranaense presentaron una mayor productividad y se correspondieron con una alta riqueza específica y diversidad de grupos funcionales, entre los cuales los frugívoros de sotobosque presentaron mayor disparidad.

-Opuesto a esto, el ensamble del Chaco Seco (baja productividad) se caracterizó por un empobrecimiento de la riqueza específica y diversidad con una dominancia de los murciélagos insectívoros relacionados a condiciones de temperaturas elevadas y precipitaciones estables.

Estos hallazgos se correspondieron a otros estudios similares en murciélagos, que sugieren que los ensambles de menor riqueza son característicos de áreas con menor productividad primaria, como resultado de la escasez de recursos. Bajo estas condiciones, un menor grado de solapamiento morfológico permite el reparto de los recursos entre especies, que además pueden encontrarse favorecidas por la explotación de ítems alimentarios fluctuantes.

## 5.1. Perspectivas futuras

A pesar de las limitaciones que fueron señaladas a lo largo de todos los capítulos, en cuanto a los conocimientos estrictamente ecológicos, las diferentes técnicas estadísticas avanzadas resultaron útiles para comprender la integración morfológica, tanto de aspectos craneomandibulares como alares, en relación con la dieta y el ambiente para las especies estudiadas. Evidenciamos como este tipo de estudios poseen el potencial de predecir aspectos ecológicos a partir de la morfología como hipótesis a testear mediante trabajo de campo, especialmente para aquellas especies que hasta el momento fueron escasamente estudiadas y que como señalan Huey & Kingsolver (1989) contribuyen a diferenciar “funciones ecológicamente relevantes” de los conflictos de diseño.

En el Nordeste de Argentina (NEA) habitan especies que permanecen exclusivas dentro del país (Ver \* en la lista de especies del Apéndice 4.1). Muchas de las cuales cuentan con puntos de distribución únicos, en sitios puntuales, y resultan de hallazgos que tienen más de 20 o 30 años (Barquez et al. 1999). A pesar de que en los últimos años se han ampliado significativamente los conocimientos sobre la quiropterofauna del Cono Sur, existen taxones que aún permanecen muy poco estudiados (e.g., *Eumops glaucinus*, *Glyphonycteris sylvestris*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Molossops neglectus*, *Promops nasutus* *Tonatia bidens*, *Vampyressa pusilla* en Misiones; *Myotis simus*, en Corrientes y Formosa; *Eumops dabbenei* en Chaco; *Artibeus planirostris* en Formosa). La mayoría de estas especies cuentan con muy pocos registros en Argentina (Barquez et al. 2020), por lo cual la información sobre su historia natural es limitada, salvo por *E. dabbenei*, *E. glaucinus*, *P. nasutus* y *A. planirostris* que tienen una distribución más ampliamente conocida en el noroeste del país. La mayoría de estos murciélagos cuentan con datos insuficientes en relación a su estado de conservación (*G. sylvestris*, *M. neglectus*, *M. simus*, *T. bidens*) o su situación es más crítica, habiendo sido referidas como vulnerables (*M. macrophyllum*, *V. pusilla*). Solo *M. neglectus* y *T. bidens* (Parque Nacional Iguazú, Misiones), *V. pusilla* (Parque Provincial Moconá, Misiones) y *A. planirostris* (Parque Nacional Río Pilcomayo, Formosa) tienen sus registros en áreas con algún grado de protección. Muchas otras especies (ca. 24%) poseen distribuciones restringidas a una sola provincia o sitios puntuales dentro de la región, tales los casos de *Cynomops planirostris*, *Eptesicus brasiliensis*, *Eptesicus diminutus*, *Glossophaga soricina*, *Histiotus velatus*, *Lasiurus cinereus*, *Myotis levis*, *Myotis simus*, *Myotis ruber*, *Nyctinomops laticaudatus* y *Promops centralis*. Algunas de estas, como *C. planirostris* (Argoitia et al. 2021a), *G. soricina* (Collett & D’Occhio 2020) o *M. ruber* (Argoitia et al. 2021c), fueron recientemente registradas para la provincia de Corrientes.

Las propiedades predictivas de los métodos estadísticos aplicados en esta tesis (e.g., la inferencia de la composición dietaria de *Sturnira lilium* para sitios donde era desconocida), evidencian la utilidad que tiene realizar este tipo de estudios que permiten generar caracterizaciones sobre especies de murciélagos escasamente conocidas. Esto, al mismo tiempo permite resaltar la importancia de profundizar el conocimiento ecológico actual de varios aspectos que resultan insuficientes en muchas de las especies o sitios, como los relacionados a la disponibilidad de ítems dietarios, la variación nocturna y estacional de los recursos, así como también diferentes aspectos relacionado a la simpatría de las especies.

Las mayores amenazas que enfrentan las especies del NEA, al igual que en otras regiones del país, están relacionadas a la destrucción de sus hábitats, su desconocimiento, la escasez de material en las colecciones, y los prejuicios construidos alrededor de concepciones negativas sobre el comportamiento y aspecto de los murciélagos. Pero, además, otro de los aspectos relevantes que arrojó este estudio, es la evidencia de que a pesar de que muchas especies de murciélagos son muy comunes o son conocidas por conformar colonias muy abundantes de individuos, su representación en colecciones biológicas es escasa (e.g., *Desmodus rotundus*, *Eumops bonariensis*, *Molossops temminckii*). En relación a esto, resaltamos la importancia de las colecciones científicas, ya que como lo señalan Rohwer et al. (2022) la conservación de la biodiversidad no solo se encuentra en los ecosistemas naturales, sino también en el patrimonio natural que queda resguardado en estos espacios y que también brindan oportunidades para estudios futuros.

En los últimos tiempos, los esfuerzos de conservación de las especies de la región han resultado en el reconocimiento de cuatro áreas de Importancia para la Conservación de Murciélagos (AICOM's) por la Red Latinoamericana y del Caribe para la Conservación de los Murciélagos (RELCOM) a través del Programa de Conservación de Murciélagos de Argentina (PCMA). Dos de estas AICOM's se encuentran ubicadas en la provincia de Corrientes: la Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros, San Martín (A-AR-007: Argoitia et al. 2022) y la Reserva Natural Don Luis, Ituzaingó (A-AR-012: Collett & Argoitia 2022) y otras dos en la provincia de Misiones, en la Reserva Natural Osununú-Teyú Cuaré, San Ignacio (A-AR-003: Palmerio et al. 2022) y la Reserva Privada San Sebastián de la Selva (A-AR-017: Amato et al. 2022). Los hallazgos obtenidos a partir de los objetivos planteados en esta tesis, más la integración de la información generada, brindan diferentes aportes al entendimiento ecomorfológico de muchas de las especies que habitan estas áreas. A través de los diferentes análisis y parámetros estudiados, a escalas y niveles de estudio distintos, se pone en evidencia su complejidad morfológica y funcional, resultando en diversos aportes al conocimiento de su historia natural. Además, se proporcionan datos y conocimientos en correspondencia con diferentes ambientes y respuestas de

hábitos dietarios, que contribuyen y pueden ser utilizados como base de medidas futuras e iniciativas de conservación.

Las aproximaciones realizadas en este trabajo han permitido profundizar sobre los hábitos de especies de murciélagos poco conocidas y caracterizar ambientes que no habían sido estudiados desde este enfoque anteriormente. Los diferentes análisis ponen en evidencia la potencialidad e importancia de la ecomorfología para complementarse con otros conocimientos, como los estrictamente ecológicos y su capacidad para integrar diferentes aspectos de la biología que normalmente son tratados por separado. Además, señalan la relevancia de aplicar diferentes técnicas de morfometría para redefinir o precisar, de una manera más exhaustiva, la designación de categorías dietarias para explicar relaciones de simpatría. Finalmente, es importante destacar que se brinda un panorama de la importancia morfológica en los patrones de variación ecológica y la diversidad de factores que deben tenerse en cuenta para realizar este tipo de enfoques correlacionales.

## APÉNDICES

---

*Listas de especímenes analizados; lista de localidades estudiadas y sus coordenadas geográficas; datos de dieta considerados; variables morfológicas y tratamiento; graficos y tablas complementrias.*

## CAPÍTULO 2: Integración ecomorfológica en *Sturnira lilium*

### Apéndice 2.1. Lista de localidades de especímenes

Georreferencias de las localidades para cada espécimen de *Sturnira lilium* revisado (Fig. 2.3), por país y provincia, departamento o estado según corresponda.

#### ARGENTINA

##### Catamarca

Paclín, 7 km S de la Viña, Arroyo de Durazno, -28,1, -65,6

##### Chaco

1 de mayo, a lo largo de ruta 90,15 km al NO de la intersección ruta 90 y 11, -27,2666667, -58,96666666667

Bermejo, Isla del Cerrito, -27,3425, -58,683889

Presidencia de la Plaza, Parque Nacional Chaco, -26,793222, -59,618394

##### Corrientes

Capital, Barrio Las Lomas, -27,48482, -58,758612

Capital, Barrio Lomas, Laguna Paiva, -27,50, -58,75

Capital, Laguna Pampín, -27,481461, -58,751153

Ituzaingó, Isla Apipé Grande, -27,507502, -56,853601

Ituzaingó, Playadito, -27,88544, -55,92044

Mburucuyá, Parque Nacional Mburucuyá, -28,060252, -58,072442

Santo Tomé, Estancia La Blanca, borde del Río Uruguay frente a la isla San Mateo, -28,48361, -55,983889

Santo Tomé, Estancia La Blanca, borde de Río Uruguay frente a la Isla San Mateo, 20 km al N de Santo Tomé, -28,48333, -55,95000

##### Formosa

Laishí, Paraje Nandhybera, -26,245278, -58,62917

Pilcomayo, Parque Nacional Río Pilcomayo, Estero Poí, -25,07225, -58,14099

Río Porteño km 64 a 5 km al S de Estancia Santa Catalina, -24,933333, -59,2

##### Jujuy

Ledesma, Yuto, -23,64277, -64,47190

Ledesma, Libertador General San Martín, Aguas Negras, -23,76045, -64,85004

Santa Bárbara 24,8 Km E, Santa Clara, -24,29650, -64,48489

##### Misiones

Candelaria, Bonpland -27,48351, -55,47789

Candelaria, Profundidad -27,56169, -55,70463

Candelaria, Reserva Privada Puerto San Juan -27,35000, -55,58333

General San Martín, Puerto Yrú -26,80000, -55,03333  
Iguazú, Arroyo Urugua-í -25,89881, -54,61322  
Iguazú, Arroyo Urugua-í, Puerto Bemberg (en el hotel) -25,91598, -54,61501  
Iguazú, Establecimiento San Jorge -25,8333333, -54,25  
Iguazú, Isla Palacio -25,892192, -54,4105  
Iguazú, Parque Nacional Iguazú -25,68319, -54,45470  
Iguazú, Parque Provincial Puerto Península -25,71667, -54,58333  
Montecarlo, Arroyo Taruma -26,73273, -54,59870  
Montecarlo, Puerto Piray ruta 12 -26,49473, -54,67665  
Montecarlo, Sección isla -26,58306, -54,79222  
Posadas -27,36214, -55,90088  
San Ignacio -27,25751, -55,53541

### **Salta**

Anta, Río El Naranjo 14 km de rutas sobre camino a P. N. El Rey -24,96861, -64,60917  
Metán, app. 3,5 km al O de Metán -25,49694, -64,97111  
Metán, app. 6 km al O de Metán sobre Río Las Conchas -25,46917, -65,03667  
Metán, Río de las Conchas 57 al O de Metán sobre el río -25,471111, -64,983611  
Orán, 40 km al NO del cruce de ruta 50 y ruta provincial 18, sobre camino a San Andrés -23,1, -64,58333  
Orán, 43,7 km al NO del cruce de rutas 50 y 18 camino a Isla de Cañas sobre ruta 18 -23,002778, -64,552778  
Orán, Aguas Blancas -22,73613, -64,35427  
Orán, Aguas Blancas, Vado Ayazarbal -22,73613, -64,35427  
Orán, Finca los dos Ríos 11 km N y 11km O de Orán -23,09283, -64,44217  
Orán, Río Pescado -22,95, -64,35  
San Martín, 12 km O de Piquirenda Viejo -22,33333, -63,83333  
Santa Victoria, P. N. Baritú, sendero La Junta -22,49999, -64,76708  
Santa Victoria, Parque Nacional Baritú, Angosto Río Pescado -22,88244, -64,45000

### **Tucumán**

Burruyacú, Balneario Piedra Tendida -26,46306, -64,90861  
Burruyacú, Balneario Piedra Tendida 6km al O de El Cajón -26,44611, 64,91194  
Burruyacú, El Aserradero -26,53330, -65,01670  
Burruyacú, El Cadillal, Camping La Curra -26,61670, -65,2  
Burruyacú, Reserva Aguas Chiquitas -26,61667, -65,2  
Juan B, Alberdi, Dique Escaba -27,65861, -65,76361  
Juan B, Alberdi, Dique Escaba 700 m, al NO del Paredón -27,65750, -65,76389  
La Cocha, Dique San Ignacio -27,74222, -65,673778  
Monteros, Reserva La Florida, 7 km O Ibatín, Río Pueblo Viejo -27,18333, -65,66667  
Río Chico, Aguilares, Los Sarmientos -27,433333, -65,61667  
Río Chico, Reserva provincial Santa Ana (El Saltón) -27,433333, -65,76667  
Tafí Viejo, a 5 km de El Siambón a orillas del Río Grande -26,77167, -65,46528  
Tafí Viejo, 5 km SO de El Siambón -26,77167, -65,46528  
Tafí Viejo, 25 km de Siambón a orillas del Río Grande -26,77167, -65,46528

Trancas, San Pedro de Colalao -26,23333, -65,48333

Yerba buena, Reserva Experimental Horco Molle, Río Las Cañas -26,75, -65,35

Yerba buena, Reserva Experimental Horco Molle, Río Las Piedras, Parque Biológico -26,71667, -65,36667

## BRASIL

### Bahía

Ilhéus, Banco da Vitória, Fazenda Pirataquissé -14,78, -39,028

### Minas Gerais

Poços de Caldas, Alto da Consulta, Poços de Caldas -21,79999, -46,56667

Viçosa, Viçosa -20,75389, -42,88194

### Rio de Janeiro

Petrópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha véu da noiva -22,48211, -43,05679

## PARAGUAY

### Alto Paraná

Ciudad del Este, Escuela Técnica Forestal, Laguna Yrendy -25,50581, -54,72235

Presidente Franco, Puerto Bertoni -25,64952, -54,593038

Presidente Franco, Puerto Bertoni, cerca del Rio Paraná -25,65149, -54,58772

San Alberto, Reserva Limoy-Itaipú Binacional -24,75833, -54,4575

San Alberto, Reserva Limoy-Itaipú Binacional, borde del lago -24,75833, -54,4575

### Amambay

Pedro Juan Caballero, Parque Nacional Cerro Corá -22,53333, -56

Pedro Juan Caballero, Parque Nacional Cerro Corá, A° Aquidaban-Nigui -22,65, -56,18333

### Caazapá

Parque Nacional Caaguazú -26,07354, -55,811461

### Canindeyú

Álvarez, Estancia Itabo (General Francisco Caballero Álvarez) -24,43333, -54,65

Alvaréz, Estancia Rivas -24,5, -54,63333

Álvarez, Reserva Natural Privada Itabo -24,45, -54,65

Villa Ygatimí, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú -24,13333, -55,51666

Villa Ygatimí, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, 1 km S campamento central -24,07, -55,28

### Concepción

San Alfredo, Parque Nacional Serranía San Luís -22,61666, -57,35

### Cordillera

Juan de Mena, Estancia Sombrero -25,06666, -56,6

### Itapúa

Alto Vera, Colonia Tarumá, Distrito Heriberta S, de Iglesia, A° Tarumá -26,75556, -55,76639

Alto Vera, Parque Nacional San Rafael -26,75, -55,51667

**Ñeembucú**

San Juan Bautista del Ñeembucú, Estancia Yacaré -26,58333, -58,1

**Paraguarí**

Quiindy, Lago Ypoá -25,93333, -57,43333

Ybycuí, Parque Nacional Ybycuí -26,08333, -56,83333

**San Pedro**

Santa Rosa del Aguaray, Yaguareté Forest -23,78333, -56,21667

**Apéndice 2.2.** Localidades con datos de dieta

Georreferencias de localidades tenidas en cuenta para los datos dietarios (Fig. 2.5), por país y provincia, departamento o estado según corresponda. También se incluyen sus fuentes bibliográficas. Referencias: Para, Paranaense; CyM, Campos y Malezales; BCSM, Bosque Costero *Serra do Mar*; BIB, Bosque Interior de Bahía; Yun, Yungas; Cer, Cerrado. Con superíndices distinguidos con números iguales se indican las localidades que fueron promediadas y con\* las que fueron eliminadas.

**ARGENTINA****Catamarca**

**Yun21.** Paclín, El Durazno -28.1 -65.6 (Sánchez & Dos Santos 2015).

**Corrientes**

**CyM1.** San Martín, La Cruz, Paraje Tres Cerros -29.11028 -56.93250 (Obs. pers.).

**Jujuy**

**Yun1.** San Antonio, Finca Las Capillas -24.03333 -65.11667 (Autino & Barquez 1994)<sup>1</sup>

**Yun11.** Dr. Manuel Belgrano, Arroyo Los Matos, 7 km al N de Finca Las Capillas, sobre ruta provincial 20 -24.006667 -65.013333 (Sánchez & Dos Santos 2015)<sup>1</sup>

**Yun12.** Dr. Manuel Belgrano, Laja Morada, Río Las Capillas, 15 km N de Finca Las Capillas, por ruta provincial 20 -24.03333 -65.116667 (Sánchez & Dos Santos 2015)\*

**Yun22.** Palo Blanco, Parque Nacional Calilegua -23.95 -64.9 (Iudica & Bonaccorso 1997)\*

**Misiones**

**Para1.** Iguazú, Parque Nacional Iguazú -25.66666 -54.45 (Sánchez et al. 2012a).

**Salta**

**Yun4.** Santa Victoria, Arroyo Arrazayal, 18 km al NO del cruce de rutas nacional 50 y provincial 19, por ruta 19 -22.65 -64.41666 (Sánchez & Dos Santos 2015).

**Yun5.** Orán, 43.7 km al NO del cruce de rutas nacional 50 y provincial 18, camino a Isla de Cañas, sobre ruta provincial 18 -23 -64.65 (Sánchez & Dos Santos 2015)<sup>2</sup>

**Yun6.** Orán, Finca Los Dos Ríos, 11 Km N y 11 km O de Orán -23.1 -64.45 (Sánchez & Dos Santos 2015)<sup>2</sup>

**Yun7.** Orán, Río Colorado, 25 km O de El Oculto, camino a San Andrés -23.1 -64.73333 (Sánchez & Dos Santos 2015)<sup>2</sup>

**Yun8.** Orán, 27.7 km al NO del cruce de rutas nacional 50 y provincial 18, camino a Isla de Cañas -23.11667 -64.5 (Sánchez & Dos Santos 2015)<sup>2</sup>

**Yun9.** Orán, 31.7 km al NO del cruce de rutas nacional 50 y provincial 18, camino a Isla de Cañas -23.1 -64.53333 (Sánchez & Dos Santos 2015)<sup>2</sup>

**Yun10.** Orán, 40 km al NO del cruce de rutas nacional 50 y provincial 18, sobre camino a San Andrés -23.13 -64.63333 (Sánchez & Dos Santos 2015)<sup>2</sup>

**Yun13.** Rosario de la Frontera, Bonete Punco, 13 km al S de los Baños por ruta provincial 13 S -25.4 -64.86666 (Sánchez & Dos Santos 2015)<sup>3</sup>

**Yun14.** Metán, 15 km al N de Metán por ruta 9 y 5 km al O-25.4 -64.98333 (Sánchez & Dos Santos 2015)<sup>3</sup>

**Yun15.** Metán, Río de Las Conchas, 3.9 km al O de Metán -25.47 -65.01 (Giannini 1999)<sup>3</sup>

### Tucumán

**Yun23.** Tafí, Río las Piedras Horco Molle -26.78333 -65.36666 (Giannini 1999)<sup>4</sup>

**Yun2.** Tafí Viejo, El Pinar, Parque Biológico Sierra de San Javier -26.7 -65.33 (Giannini 1999).

**Yun3.** Tafí Viejo, El Pluviómetro, Parque Biológico Sierra de San Javier -26.77 -65.33 Sánchez & Dos Santos 2015)\*

**Yun16.** Tafí Viejo, La Horqueta, Parque Biológico Sierra de San Javier -26.73 -65.32 (Sánchez & Dos Santos 2015)\*

**Yun17.** Tafí Viejo, Río Grande, 5 km al SO de El Siambón -26.77166 -65.46666 (Sánchez & Dos Santos 2015)<sup>4</sup>

**Yun18.** Tafí Viejo, Río Las Piedras, Horco Molle, Parque Biológico Sierra de San Javier -26.77111 -65.33611 (Sánchez & Dos Santos 2015)<sup>4</sup>

**Yun19.** Tafí Viejo, Río Las Cañas, Horco Molle, Parque Biológico Sierra de San Javier -26.77333 -65.33472 (Sánchez & Dos Santos 2015)<sup>4</sup>

**Yun20.** Burruyacú, Arollo Aguas Chiquitas, Reserva Provincial Aguas Chiquitas -26.60583 -65.17222 (Sánchez & Dos Santos 2015).

### BRASIL

#### Minas Gerais

**BIB1.** Rerserva Particular do Patrimonio Natural, Feliciano Miguel Abdala, -19.83333 -41.83333 (Aguiar & Marinho-Filho 2007)\*

**BIB2.** Parque Estadual do Ibitipoca, Serra da Mantiqueira, -21.7 -43.9 (Mello et al. 2014).

#### Paraná

**Para5.** Parque Estadual de Vila Rica do Espiritu Santo, Fenix, -23.9 -51.93333 (Mikich 2002).

**Para6.** Cianorte, Parque Municipal do Cinturao Verde de Cianorte -23.66667 -52.63333 (Pinto & Ortencio Filho 2006).

**Para7.** Alto Río Paraná, entre los límites de Mato Grosso do Sul y Paraná -22.8 -53.21667 (de Lima Faustino et al. 2020).

#### Rio Grande do Sul

**Para2.** Frederico Westphalen, -27.35 -53.38333 (Jacomassa et al. 2021).

#### Santa Catarina

**BCSM4.** Jaguaruna, -28.585 -48.97361 (Carvalho et al. 2009a)\*

#### Sao Paulo

**BCSM1 y BCSM2.** Parque Estadual Intervales, Ribeirao Grande, -24.27352 -48.42352 (Mello et al. 2008, Passos et al. 2003).

**BCSM3 y BCSM4\*.** Serra do Japi, Jundiai, -23.18333 -46.86667 (Marinho-Filho 1991, Paulino-Neto et al. 2014).

**Cer1.** Campus de Universidad Federal de Sao Carlos, -21.96666 -47.86666 (Muylaert et al. 2014).

**Cer2.** Rerserve Parque Sao Marcelo, Mogi-Guacu, -22.36666 -46.96667 (Silveira et al. 2011).

**PARAGUAY**

**Canindeyú**

**Para3.** Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, -24.13333 -55.51666 (Stevens & Amarilla-Stevens 2021).

**San Pedro**

**Para4.** Yaguaréte Forest, -23.78333 -56.21666 (Stevens & Amarilla-Stevens 2021).

**Apéndice 2.3.** Especímenes utilizados en los análisis de integración intraespecífica y ecomorfológica

Lista total de los especímenes de *Sturnira lilium* con cráneo y mandíbula completos. Para cada uno, la localidad es listada alfabéticamente por país, provincia y departamento. Incluyendo el número total de especímenes (n=), números por país y provincia, departamento o estado según corresponda entre paréntesis, código de colección y número. También se incluyen datos de sitios específicos presentes en las etiquetas.

**Abreviaturas usadas en el texto:** Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina (MACN); Colección Mamíferos de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina (CM-FaCENA); Colección Mamíferos Lillo, Tucumán, Argentina (CML); Museu Nacional Río de Janeiro, Río de Janeiro, Brasil (MNRJ); Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, San Lorenzo, Paraguay (MNHNP). Referencias: ND, sin datos, U, sexo no determinado o faltante.

**Cráneo (n= 352)**

BOSQUE COSTERO DE BAHIÁ (1): Bahía (1): Ilhéus, Banco da Vitória, Fazenda Pirataquissé (MN: 10996, H).

BOSQUE COSTERO SERRA DO MAR (4): Rio de Janeiro (4): Petrópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha véu da noiva (MN: 81455, M; 81454, H; 81456, M; 81457, H).

BOSQUE INTERIOR DE BAHÍA (2): Minas Gerais (2): Viçosa, Viçosa (MN: 3393, H; 3396, M).

CAMPOS Y MALEZALES (23): Corrientes (4): Ituzaingó, Playadito (MACN: 22394, U; 22399, U). Santo Tomé, Estancia La Blanca, borde del Río Uruguay frente a la isla San Mateo (CML: 9880, H). Santo Tomé, Estancia La Blanca, borde de Río Uruguay frente a la Isla San Mateo (CML: 9875, H). Misiones (17): Candelaria, Profundidad (MACN: 22443, U). Candelaria, Reserva Privada Puerto San Juan (MACN: 22440, U). Apostoles, Colonia Taranco (MACN: 22429, U; 22390, U; 22435, U; 22379, U). Candelaria, Bonpland (MACN: 17966, U; 17965, U). Posadas (MACN: 17958, U; 17956, U; 17957, U; 17959, U; 17961, U; 17967, U; 17968, U; 17969, U; 17970, U).

CERRADO (16): Minas Gerais (1): Poços de Caldas, Alto da Consulta, Poços de Caldas (MN: 32618, M). Concepción (15): San Alfredo, Parque Nacional Serranía San Luís (MNHNP: 2808, ND; 2832, ND; 2812, ND; 2766, ND; 3061, H; 3058, H; 3053, H; 2784, ND; 2779, ND; 2782, ND; 2803, ND; 2758, ND; 2795, H; 2801, H; 2802, H).

CHACO HÚMEDO (36): Corrientes (7): Mburucuyá, P. N. Mburucuyá (MACN: 20918, U). Capital, Barrio Las Lomas (MACN: 22400, U; 22414, U). Capital, Laguna Pampín (MACN:

22409, U). Capital, Barrio Lomas, Laguna Paiva (CML: 0 5418, ND; 0 5459, H; 0 5419, H). Formosa (4): Pilcomayo, P. N. Río Pilcomayo (MACN: 20878, U). Laishí, Paraje Nandhybera (MACN: 22404, U). Pilcomayo, Parque Nacional Río Pilcomayo, Estero Poí (MACN: 20880, U). Río Porteño km 64 a 5 km al S de Estancia Santa Catalina (CML: 0 2052, ND). Chaco (1): Presidencia de la Plaza, P. N. Chaco (MACN: 20856, U). Chaco (1): 1 de mayo, a lo largo de ruta 90,15 km al NW de la intersección ruta 90 y 11, Estancia San Miguel (CML: 0 3208, H). Paraguarí (15): Ybycuí, P. N. Ybycuí, 300 m de la admin, A° Minas (MNHNP: 0 158, H). Ybycuí, P, N, Ybycuí, 200 m de la admin, A° Minas (MNHNP: 0115, H). Ybycuí, P. N. Ybycuí (MNHNP: 0141, M; 2819, ND; 2823, ND; 2843, ND; 2824, ND; 2828, ND; 2830, ND; 2827, ND; 2820, ND; 2817, ND; 2821, M; 2815, H). Quiindy, Lago Ypoá (MNHNP: 2789, ND). Ñeembucú (5): San Juan Bautista del Ñeembucú, Estancia Yacaré (MNHNP: 2805, ND; 2762, ND; 2818, ND; 2773, ND; 2774, ND). Cordillera (3): Juan de Mena, Estancia Sombrero (MNHNP: 3060, H; 2770, ND; 2780, M).

CHACO SECO (5): Salta (5): Santa Victoria, Parque Nacional Baritú, sendero La Junta (MACN: 20724, U). Santa Victoria, Parque Nacional Baritú, Angosto R, Pescado (MACN: 20725, U; 20726, U; 20727, U; 20728, U).

DELTAS E ISLAS DEL RÍO PARANÁ (3): Corrientes (2): Ituzaingó, Isla Apipé Grande (MACN: 22392, U; 22408, U). Chaco (1): Bermejo, Isla del Cerrito (MACN: 22388, U).

PARANAENSE (150): Misiones (68): Iguazú, Arroyo Urugua-í (MACN: 22421, U; 22428, U; 19209, U; 19210, U). Iguazú, Isla Palacio (MACN: 22419, U; 22430, ND). Iguazú, P. P. Puerto Península (MACN: 22378, U). Iguazú, P. N. Iguazú (MACN: 18327, U; 18340, U; 18380, U; 18379, U; 18329, U; 18328, U; 18330, U; 18326, U; 18338, U; 18339, U; 18315, U; 17963, U; 17964, U; 17962, U; 18341, U). Iguazú, Establecimiento San Jorge (MACN: 18316, U; 18211, U; 18212, U; 18213, U; 18214, U; 18215, U; 18216, U; 18217, U; 18218, U; 18219, U; 18220, U; 18221, U; 18222, U; 18223, U; 18240, U; 18242, U; 18243, U; 18244, U; 18246, U; 18281, U; 18282, U; 18284, U; 18283, U; 18286, U; 18294, U; 18295, U; 18296, U; 18298, U; 18299, U; 18301, U; 18302, U; 18303, U; 18305, U; 18307, U). Iguazú, Arroyo Urugua-í, Puerto Bemberg (en el hotel) (MACN: 50.583, ND). Iguazú, Establecimiento San Jorge, km 23 (MACN: 18288, U). Cainguás, Aristobulo del Valle (MACN: 22433, U; 22373, U; 22386, U). Monte Carlo, Puerto Piray ruta 12 (MACN: 51.87, ND). Monte Carlo, Arroyo Taruma (MACN: 22381, U; 22412, U). Monte Carlo, Sección isla (MACN: 22387, U). San Ignacio, San Ignacio (MACN: 22439, U). San Ignacio, Gobernador Roca (MACN: 22442, U). General San Martín, Puerto Yrú (MACN: 22432, U). AltoParaná (15): Presidente Franco, Puerto Bertoni, cerca del Río Paraná (MNHNP: 0 142, H; 0 152, M; 0 108, H). Ciudad del Este, Escuela Técnica Forestal, Laguna Yrendy (MNHNP: 0122, H; 0109, H; 0 123, H; 0111, H). Presidente Franco, Puerto Bertoni (MNHNP: 0 112, M). San Alberto, Reserva Limoy-Itaipú Binacional (MNHNP: 1998, M; 1992, M; 1996, M; 1994, M; 1991, H). San Alberto, Reserva Limoy-Itaipú Binacional, borde del lago (MNHNP: 1993, H). San Alberto, Reserva Limoy-Itaipú Binacional, en pista de aviación (MNHNP: 1995, M). Amambay (12): Pedro Juan Caballero, P, N, Cerro Corá, A° Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0146, H; 0116, H; 0119, H). Pedro Juan Caballero, P, N, Cerro Corá, 200 m N adim, A° Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0 138, H). Pedro Juan Caballero, P, N, Cerro Corá, 350m de la admin, A° Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0133, H). Pedro Juan Caballero, P, N, Cerro Corá, 50m de la admin, A° Aquidaban-

Nigui (MNHNP: 0125, H). Pedro Juan Caballero, P, N, Cerro Corá, 200m N admin, Río Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0105, H). Pedro Juan Caballero, P, N, Cerro Corá (MNHNP: 2804, ND; 2811, ND; 2788, ND; 2768, ND; 2800, H). Caazapá (3): P, N, Caaguazú (MNHNP: 0101, H; 0102, H; 0110, M). Canindeyú (42): Villa Ygatimí, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, 1 km S caseta de Carapá (MNHNP: 0 897, M; 1990, M; 0 896, M; 0 900, H). Villa Ygatimí, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, 1km S campamento central (MNHNP: 0 904, M; 0901, M; 0903, M). Villa Ygatimí, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú (MNHNP: 2810, ND; 2831, ND; 2813, ND; 2759, ND; 2842, ND; 2760, ND; 2816, ND; 2839, ND; 2844, ND; 2783, ND; 2786, ND; 2769, ND; 2840, ND; 2771, ND; 2764, M; 2756, H; 2794, H; 2793, H; 2792, M). Álvarez, Reserva Natural Privada Itabo (MNHNP: 2807, ND; 2809, ND; 3059, H; 3057, H; 3056, M; 2767, ND; 2757, H). Alvaréz, Estancia Rivas (MNHNP: 2829, ND; 2846, ND; 2775, ND; 2841, ND). Álvarez, Estancia Itabo (MNHNP: 2837, ND; 2814, ND; 3054, M; 2763, M; 2772, H). Itapúa (6): Alto Vera, Colonia Tarumá, Distrito Heriberta S, de Iglesia, A° Tarumá (MNHNP: 0 443, M). Alto Vera, Colonia Tarumá, Distrito Heriberta S, de Iglesia, A° Tarumá (MNHNP: 0 448, M; 0 451, M; 0 441, M; 0 460, H). Alto Vera, Parque Nacional San Rafael (MNHNP: 2796, M). San Pedro (4): Santa Rosa del Aguaray, Yaguaré Forest (MNHNP: 2761, ND; 3055, H; 2781, ND; 2798, H).

YUNGAS (108): Jujuy (37): Ledesma, Yuto (MACN: 13219, U). Ledesma, Libertador General San Martín, Aguas negras (MACN: 20279, U). Santa Bárbara, Finca el Piquete (CML: 10930, Mta; 10933, Mta; 10934, Mtse; 10929, Hva; 10926, Hva; 10928, Mta; 10923, Mta; 10917, Mta; 10924, Mta; 10921, Hva; 10922, Hva; 10920, Mtse; 10919, M; 10927, Hvc; 10913, Mta; 10914, Mtse; 10912, Hva; 10910, Hva; 10894, Hva; 10918, Mta; 10911, Hva; 10925, Mta; 10916, Hva). Santa Barbara, Laguna La Brea, a 25 km al O. de Palma Sola (CML: 0 3097 , H; 0 3098, H; 0 3099, H). 7 km al N de Las Capillas sobre ruta provincial n° 20 (CML: 0 7329 , M; 0 7332, M; 07330, M). Santa Bárbara 24,8Km E. Santa Clara (CML: 7851, M). General Manuel Belgrano, río las Capillas 15km al N de las Capillas, sobre ruta provincial n° 20 (CML: 6509, M; 7849, M). Santa Bárbara, entre las Siete Aguas y Vinalito, 2km al SE de Vinalito, 2° canal (CML: 5113, ND; 5112, ND; 5115, ND). Salta (28): Orán, Aguas blancas, Vado Ayazarbal (MACN: 16397, U). Orán, Aguas Blancas (MACN: 17069, U; 17095, U). Orán, Río Pescado (MACN: 17071, U; 17072, U). Orán, Finca los dos Ríos 11km N y 11 km W de Orán (CML: 07323, ND; 07326, ND; 07327, ND; 07324, ND). 43,7 km al NW del cruce de rutas 50 y 18 camino a isla de Cañas (CML: 07306, ND; 07314, ND; 07311, ND; 07312, ND; 07339, ND). San Martín, 12 km W de Piquirenda Viejo (CML: 07304, ND; 07303, M; 07313, ND; 0 7302, ND). San Martín, 12,6km W de Piquirenda Viejo (CML: 07307, ND; 07310, ND). 43,7 km al NW del cruce de rutas 50 y 18 camino a Isla de Cañas (CML: 07308, ND). Orán, 40 km al NW del cruce Ruta 50 y ruta provincial 18, sobre camino a Isla de Cañas (CML: 7862, H; 7861, Haa). Metán, app. 3,5 km al W de Metán (CML: 11898, Mta). Metán, app. 6km al W de Metán sobre Río Las Conchas (CML: 11901, M). 40km al NW del cruce de ruta 50 y ruta provincial 18, sobre camino a San Andrés (CML: 7858, M; 7859, H). Anta, Río El Naranjo 14 km de rutas sobre camino a PN El Rey (CML: 6029, H). Tucuman(42): Buruyacú, Agua colorada (MACN: 17087, U; 17086, U; 17085, U; 17084, U; 17082, U; 17083, U). Río Chico, Aguilares, Los Sarmientos (CML: 02371, Haa). Yerba buena, Reserva Experimental Horco Molle, Río Las Cañas (CML: 02372, Haa). Yerba buena, Reserva Experimental Horco Molle, Río Las Piedras, Parque Biológico (CML: 02375, Haa; 02376, M; 02377, Haa; 0 2386, M; 02385, H; 02384, M; 02383, M; 02382, ND; 0 2378, H; 02381, ND;

02380, H; 02379, H). Burruyacú, El Cadillal, Camping La Curra (CML: 11902, Mta). Burruyacú, Balneario Piedra tendida (CML: 7868, M). Tafí Viejo, a 5km de El Siambón a orillas del Río Grande (CML: 0 7298, H). Monteros, Reserva La Florida, 7 km W Ibatín, Río Pueblo Viejo (CML: 6378, H; 0 3116, M; 6377, ND; 0 5433, M). Tafí Viejo, a 5 km SW de El Siambón (CML: 7869, H; 7870, M; 7871, H). Burruyacú, El Aserradero (CML: 9877, M). Juan B. Alberdi, Villa de Batiruana (CML: 10825, Hva). Río Chico, Reserva provincial Santa Ana (El Saltón) (CML: 0 3130, M). Juan B. Alberdi, hosteria Eskay apu escaba de abajo (CML: 10824, Hva). Burruyacú, Reserva Aguas chiquitas (CML: 0 3117, H; 4618, Mta). Tafí Viejo, 25 km de El Siambón a orillas del Río Grande (CML: 0 7316, M). Trancas, San Pedro de Colalao (CML: 0 1668, ND). La Cocha, Dique San Ignacio (CML: 5026, ND). Juan B. Alberdi, Dique Escaba (CML: 0 4790, H). Burruyacú, Balniario Piedra Tendida 6 km al O de El Cajon (CML: 0 5312, M). Juan B. Alberdi, Dique Escaba 700 m, al NO del Paredón (CML: 4789, ND). Catamarca (1): 7 km S de la Viña, Arroyo de Durazno (CML: 11826, H).

ND (6): Jujuy (2): Abras de Cañas (MACN: 19443, U). 5 km al este de El Palomar (MACN: 22568, U). Misiones (2): ND (MACN: 13204, U; 13205, U). ND (2): ND (MN: 64778, ND; 3223, ND).

### **Mandíbula (n= 374)**

BOSQUE COSTERO DE BAHÍA (1): Bahía (1): Ilhéus, Banco da Vitória, Fazenda Pirataquissé (MN: 10996, F).

BOSQUE COSTERO SERRA DO MAR (4): Río de Janeiro (4): Petrópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha véu da noiva (MN: 81455, M; 81454, F; 81456, M; 81457, F)

BOSQUE INTERIOR DE BAHÍA (2): Minas Gerais (2): Viçosa, Viçosa (MN: 3393, F; 3396, M).

CAMPOS Y MALEZALES (23): Corrientes (4): Ituzaingó, Playadito (MACN: 22394, U; 22399, U). Santo Tomé, Estancia La Blanca, borde del Río Uruguay frente a la isla San Mateo(CML: 9880, H). Santo Tomé, Estancia La Blanca, borde de Río Uruguay frente a la Isla San Mateo (CML: 9875, H). Misiones (19): Candelaria, Profundidad (MACN: 22443, U). Candelaria, Reserva Privada Puerto San Juan (MACN: 22440, U). Apóstoles, Colonia Taranco (MACN: 22429, U; 22390, U; 22435, U; 22379, U; 22385, U). Candelaria, Bonpland (MACN: 17966, U; 17965, U). Posadas (MACN: 17958, U; 17956, U; 17957, U; 17959, U; 17960, U; 17961, U; 17967, U; 17968, U; 17969, U; 17970, U).

CERRADO (16): Minas Gerais (1): Poços de Caldas, Alto da Consulta, Poços de Caldas (MN: 32618, M). Concepción (15): San Alfredo, Parque Nacional Serranía San Luís (MNHNP: 2808, ND; 2832, ND; 2812, ND; 2766, ND; 3061, H; 3058, H; 3053, H; 2784, ND; 2779, ND; 2782, ND; 2803, ND; 2758, ND; 2795, H; 2801, H; 2802, H).

CHACO HÚMEDO (36): Corrientes (7): Mburucuyá, P, N, Mburucuyá (MACN: 20918, U). Capital, Barrio Las Lomas (MACN: 22400, U; 22414, U). Capital, Laguna Pampín (MACN: 22409, U). Capital, Barrio Lomas, Laguna Paiva (CML: 0 5418, ND; 0 5459, H; 0 5419, H).

Formosa (5): Pilcomayo, P, N, Río Pilcomayo (MACN: 20878, U). Laishí, Paraje Nandhybera (MACN: 22404, U; 22405, U). Pilcomayo, Parque Nacional Río Pilcomayo, Estero Poí (MACN: 20880, U). Río Porteño km 64 a 5km al S de Estancia Santa Catalina (CML: 0 2052, ND). Chaco (1): Presidencia de la Plaza, Parque Nacional Chaco (MACN: 20856, U). Chaco (1): 1 de mayo, a lo largo de ruta 90,15km al NW de la intersección ruta 90 y 11, Estancia San Miguel (CML: 0 3208, H). Paraguarí (14): Ybycuí, P, N, Ybycuí, 300 m de la admin, A° Minas (MNHNP: 0158, H). Ybycuí, P, N, Ybycuí (MNHNP: 2819, ND; 2823, ND; 2843, ND; 2822, ND; 2824, ND; 2828, ND; 2830, ND; 2827, ND; 2820, ND; 2817, ND; 2821, M; 2815, H). Quiindy, Lago Ypoá (MNHNP: 2789, ND). Ñeembucú (5): San Juan Bautista del Ñeembucú, Estancia Yacaré (MNHNP: 2805, ND; 2762, ND; 2818, ND; 2773, ND; 2774, ND). Cordillera (3): Juan de Mena, Estancia Sombrero (MNHNP: 3060, H; 2770, ND; 2780, M).

CHACO SECO (5): Salta (5): Santa Victoria, Parque Nacional Baritú, sendero La Junta (MACN: 20724, U). Santa Victoria, Parque Nacional Baritú, Angosto R, Pescado (MACN: 20725, U; 20726, U; 20727, U; 20728, U).

DELTAS E ISLAS DEL RÍO PARANÁ (3): Corrientes (2): Ituzaingó, Isla Apipé Grande (MACN: 22392, U; 22408, U). Chaco (1): Bermejo, Isla del Cerrito (MACN: 22388, U)

PARANAENSE (165): Misiones (73): Iguazú, Arroyo Urugua-í (MACN: 22421, U; 22428, U; 19209, U; 19210, U). Iguazú, Isla Palacio (MACN: 22419, U; 22430, ND). Iguazú, P, P, Puerto Península (MACN: 22378, U). Iguazú, P, N, Iguazú (MACN: 18327, U; 18340, U; 18380, U; 18379, U; 18329, U; 18328, U; 18330, U; 18326, U; 18338, U; 18339, U; 18315, U; 17963, U; 17964, U; 17962, U; 18341, U). Iguazú, Establecimiento San Jorge (MACN: 18316, U; 18211, U; 18212, U; 18213, U; 18214, U; 18215, U; 18216, U; 18217, U; 18218, U; 18219, U; 18220, U; 18221, U; 18222, U; 18223, U; 18242, U; 18243, U; 18244, U; 18246, U; 18281, U; 18282, U; 18284, U; 18283, U; 18286, U; 18289, U; 18294, U; 18295, U; 18296, U; 18298, U; 18299, U; 18300, U; 18301, U; 18302, U; 18303, U; 19304, U; 18305, U; 18306, U; 18307, U). Iguazú, Arroyo Urugua-í, km 10 (MACN: 52.65, ND). Iguazú, Arroyo Urugua-í, Puerto Bemberg (en el hotel) (MACN: 50.583, ND). Iguazú, Establecimiento San Jorge, km 23 (MACN: 18288, U). Cainguás, Aristobulo del Valle (MACN: 22433, U; 22373, U; 22386, U). General Manuel Belgrano, Reserva Natural Estricta San Antonio (MACN: 24869, U). Monte Carlo, Puerto Piray ruta 12 (MACN: 51.87, ND). Monte Carlo, Arroyo Taruma (MACN: 22381, U; 22412, U). Monte Carlo, Sección isla (MACN: 22387, U). San Ignacio, San Ignacio (MACN: 22439, U). San Ignacio, Gobernador Roca (MACN: 22442, U). General San Martín, Puerto Yrú (MACN: 22432, U). Alto Paraná (15): Presidente Franco, Puerto Bertoni, cerca del Río Paraná (MNHNP: 0 142, H; 0 152, M; 0 108, H). Ciudad del Este, Escuela Técnica Forestal, Laguna Yrendy (MNHNP: 0 122, H; 0 109, H; 0 123, H; 0 111, H). Presidente Franco, Puerto Bertoni (MNHNP: 0 112, M). San Alberto, Reserva Limoy-Itaipú Binacional (MNHNP: 1998, M; 1992, M; 1996, M; 1994, M; 1991, H). San Alberto, Reserva Limoy-Itaipú Binacional, borde del lago (MNHNP: 1993, H). San Alberto, Reserva Limoy-Itaipú Binacional, en pista de aviación (MNHNP: 1995, M). Amambay (13): Pedro Juan Caballero, Parque Nacional Cerro Corá (MNHNP: 0 145, M; 2804, ND; 2811, ND; 2788, ND; 2768, ND; 2800, H). Pedro Juan Caballero, P, N, Cerro Corá, A° Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0 146, H; 0 116, H; 0 119, H). Pedro Juan Caballero, P, N, Cerro Corá, 200m N adim, A° Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0138, H). Pedro Juan Caballero, P, N, Cerro Corá, 350m de la

admin, A° Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0133, H). Pedro Juan Caballero, P, N, Cerro Corá, 50m de la admin, A° Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0 125, H). Pedro Juan Caballero, P, N, Cerro Corá, 200m N admin, Río Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0105, H). Caazapá (3): Parque Nacional Caaguazú (MNHNP: 0101, H; 0102, H; 0110, M). Canindeyú (44): Villa Ygatimí, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, 1km S caseta de Carapá (MNHNP: 0897, M; 1990, M; 0896, M; 0900, H). Villa Ygatimí, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, 1km S campamento central (MNHNP: 0904, M; 0 901, M; 0 903, M). Álvarez, Reserva de Itabó-Itaipú Binacional (MNHNP: 0845, H). Villa Ygatimí, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú (MNHNP: 2810, ND; 2831, ND; 2813, ND; 2759, ND; 2842, ND; 2760, ND; 2816, ND; 2839, ND; 2844, ND; 2783, ND; 2786, ND; 2769, ND; 2840, ND; 2771, ND; 2764, M; 2756, H; 2794, H; 2793, H; 2792, M). Alvaréz, Estancia Rivas (MNHNP: 2829, ND; 2846, ND; 2775, ND; 2841, ND). Álvarez, Reserva Natural Privada Itabo (MNHNP: 2809, ND; 3059, H; 3057, H; 3056, M; 2767, ND; 2757, H). Álvarez, Estancia Itabo (MNHNP: 2837, ND; 2814, ND; 2776, ND; 3054, M; 2763, M; 2772, H; 2778, M). Itapúa (13): Alto Vera, Colonia Tarumá, Distrito Heriberta S, de Iglesia, A° Tarumá (MNHNP: 0 443, M; 0 447, M). Alto Vera, Colonia Tarumá, Distrito Heriberta S, de Iglesia, A° Tarumá (MNHNP: 0 448, M; 0449, M; 0451, M; 0452, M; 0450, M; 0453, M; 0 455, H; 0441, M; 0460, H; 0458, M). Alto Vera, Parque Nacional San Rafael (MNHNP: 2796, M). San Pedro (4): Santa Rosa del Aguaray, Yaguareté Forest (MNHNP: 2761, ND; 3055, H; 2781, ND; 2798, H).

YUNGAS (110): Jujuy (37): Ledesma, Yuto (MACN: 13219, U). Ledesma, Libertador General San Martín, Aguas negras (MACN: 20279, U). Santa Bárbara, Finca el Piquete (CML: 10930, Mta; 10933, Mta; 10934, Mtse; 10929, Hva; 10926, Hva; 10928, Mta; 10923, Mta; 10917, Mta; 10924, Mta; 10921, Hva; 10922, Hva; 10920, Mtse; 10919, M; 10927, Hvc; 10913, Mta; 10914, Mtse; 10912, Hva; 10910, Hva; 10894, Hva; 10918, Mta; 10911, Hva; 10925, Mta; 10916, Hva). Santa Barbara, Laguna La Brea, a 25 km al O. de Palma Sola (CML: 03097 , H; 03098, H; 03099, H). 7 km al N de Las Capillas sobre ruta provincial n° 20 (CML: 0 7329 , M; 07332, M; 0 7330, M). Santa Bárbara 24,8Km E. Santa Clara (CML: 7851, M). General Manuel Belgrano, río las Capillas 15km al N de las Capillas, sobre ruta provincial n° 20 (CML: 6509, M; 7849, M). Santa Bárbara, entre las Siete Aguas y Vinalito, 2km al SE de Vinalito, 2° canal (CML: 5113, ND; 5112, ND; 5115, ND). Salta (29): Orán, Aguas blancas, Vado Ayazarbal (MACN: 16397, U). Orán, Aguas blancas (MACN: 17069, U; 17095, U). Orán, Río Pescado (MACN: 17071, U; 17072, U). Orán, Finca los dos Ríos 11km N y 11km W de Orán (CML: 07323, ND; 0 7326, ND; 0 7327, ND; 0 7324, ND). 43,7km al NW del cruce de rutas 50 y 18 camino a isla de Cañas (CML: 07306, ND; 07314, ND; 07311, ND; 07312, ND; 07339, ND). San Martín, 12 km W de Piquirenda Viejo (CML: 07304, ND; 07303, M; 07313, ND; 0 7302, ND). San Martín, 12,6km W de Piquirenda Viejo (CML: 07307, ND; 07310, ND). 43,7km al NW del cruce de rutas 50 y 18 camino a Isla de Cañas (CML: 07309, ND; 07308, ND). Orán, 40km al NW del cruce Ruta 50 y ruta provincial 18, sobre camino a Isla de Cañas (CML: 7862, H; 7861, Haa). Metán, app. 3,5km al W de Metán (CML: 11898, Mta). Metán, app. 6km al W de Metán sobre Río Las Conchas (CML: 11901, M). 40km al NW del cruce de ruta 50 y ruta provincial 18, sobre camino a San Andrés (CML: 7858, M; 7859, H). Anta, Río El Naranjo 14km de rutas sobre camino a PN El Rey (CML: 6029, H). Tucuman (42): Buruyacú, Agua colorada (MACN: 17087, U; 17086, U; 17085, U; 17084, U; 17082, U; 17083, U). Río Chico, Aguilares, Los Sarmientos (CML: 02371, Haa). Yerba buena, Reserva Experimental Horco Molle, Río Las Cañas (CML: 02372, Haa). Yerba buena, Reserva Experimental Horco Molle, Río Las Piedras, Parque Biológico (CML: 02375, Haa; 02376, M;

02377, Haa; 02386, M; 02385, H; 02384, M; 02383, M; 02382, ND; 02378, H; 02381, ND; 02380, H; 02379, H). Burruyacú, El Cadillal, Camping La Curra (CML: 11902, Mta). Burruyacú, Balneario Piedra tendida (CML: 7868, M). Tafí Viejo, a 5km de El Siambón a orillas del Río Grande (CML: 0 7298, H). Monteros, Reserva La Florida, 7km W Ibatín, Río Pueblo Viejo (CML: 6378, H; 0 3116, M; 6377, ND; 0 5433, M). Tafí Viejo, a 5km SW de El Siambón (CML: 7869, H; 7870, M; 7871, H). Burruyacú, El Aserradero (CML: 9877, M). Juan B. Alberdi, Villa de Batiruana (CML: 10825, Hva). Río Chico, Reserva provincial Santa Ana (El Saltón) (CML: 0 3130, M). Juan B. Alberdi, hostería Eskay apu escaba de abajo (CML: 10824, Hva). Burruyacú, Reserva Aguas chiquitas (CML: 0 3117, H; 4618, Mta). Tafí Viejo, 25 km de El Siambón a orillas del Río Grande (CML: 0 7316, M). Trancas, San Pedro de Colalao (CML: 0 1668, ND). La Cocha, Dique San Ignacio (CML: 5026, ND). Juan B. Alberdi, Dique Escaba (CML: 0 4790, H). Burruyacú, Balniario Piedra Tendida 6km al O de El Cajon (CML: 0 5312, M). Juan B. Alberdi, Dique Escaba 700m, al NO del Paredon (CML: 4789, ND). Catamarca (2): Cuesta del clavillo, 5km al SW de la Banderita (CML: 0 3107, M). 7 km S de la Viña, Arroyo de Durazno (CML: 11826, H).

ND (9): Jujuy (2): Abras de cañas (MACN: 19443, U). 5km al este de El Palomar (MACN: 22568, U). Misiones (3): ND (MACN: 13204, U; 13205, U). Oberá, Guaraní, San Miguel de la Frontera (MACN: 22382, U). ND (4): ND (MN: 64778, ND; 64779, NA; 3375, M; 3223, ND).

### **Cráneo y mandíbula (n= 362)**

BOSQUE COSTERO DE BAHÍA (1): Bahía (1), Ilhéus, Banco da Vitória, Fazenda Pirataquissé (MN: 10996 F).

BOSQUE COSTERO SERRA DO MAR (4): Río de Janeiro (4), Petrópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha véu da noiva (MN: 81455 M; 81454 F; 81456 M; 81457 F).

BOSQUE INTERIOR DE BAHÍA (2): Minas Gerais (2), Viçosa, Viçosa (MN: 3393 F; 3396 M).

CAMPOS Y MALEZALES (23): Corrientes (4): Ituzaingó, Playadito (MACN: 22394, U; 22399, U). Santo Tomé, Estancia La Blanca, borde del Río Uruguay frente a la isla San Mateo (CML: 9880, H). Santo Tomé, Estancia La Blanca, borde de Río Uruguay frente a la Isla San Mateo (CML: 9875, H). Misiones (17): Candelaria, Profundidad (MACN: 22443, U). Candelaria, Reserva Privada Puerto San Juan (MACN: 22440, U). Apostoles, Colonia Taranco (MACN: 22429, U; 22390, U; 22435, U; 22379, U). Candelaria, Bonpland (MACN: 17966, U; 17965, U). Posadas (MACN: 17958, U; 17956, U; 17957, U; 17959, U; 17961, U; 17967, U; 17968, U; 17969, U; 17970, U).

CERRADO (16): Concepción (15): San Alfredo, Parque Nacional Serranía San Luís (MNHNP: 2808, ND; 2832, ND; 2812, ND; 2766, ND; 3061, H; 3058, H; 3053, H; 2784, ND; 2779, ND; 2782, ND; 2803, ND; 2758, ND; 2795, H; 2801, H; 2802, H). Minas Gerais (1): Poços de Caldas, Alto da Consulta, Poços de Caldas (MN: 32618, M).

CHACO HÚMEDO (36): Corrientes (7): Mburucuyá, P. N. Mburucuyá (MACN: 20918, U). Capital, Barrio Las Lomas (MACN: 22400, U; 22414, U). Capital, Laguna Pampín (MACN: 22409, U). Capital, Barrio Lomas, Laguna Paiva (CML: 0 5418, ND; 0 5459, H; 0 5419, H). Formosa (4): Pilcomayo, P. N. Río Pilcomayo (MACN: 20878, U). Laishí, Paraje Nandhybera (MACN: 22404, U). Pilcomayo, Parque Nacional Río Pilcomayo, Estero Poí (MACN: 20880, U). Río Porteño km 64 a 5 km al S de Estancia Santa Catalina (CML: 0 2052, ND). Chaco (1): Presidencia de la Plaza, P. N. Chaco (MACN: 20856, U). Chaco (1): 1 de mayo, a lo largo de ruta 90,15 km al NW de la intersección ruta 90 y 11, Estancia San Miguel (CML: 0 3208, H). Paraguarí (15): Ybycuí, P. N. Ybycuí, 300 m de la admin, A° Minas (MNHNP: 0 158, H). Ybycuí, P, N, Ybycuí, 200 m de la admin, A° Minas (MNHNP: 0115, H). Ybycuí, P. N. Ybycuí (MNHNP: 0141, M; 2819, ND; 2823, ND; 2843, ND; 2824, ND; 2828, ND; 2830, ND; 2827, ND; 2820, ND; 2817, ND; 2821, M; 2815, H). Quiindy, Lago Ypoá (MNHNP: 2789, ND). Ñeembucú (5): San Juan Bautista del Ñeembucú, Estancia Yacaré (MNHNP: 2805, ND; 2762, ND; 2818, ND; 2773, ND; 2774, ND). Cordillera (3): Juan de Mena, Estancia Sombrero (MNHNP: 3060, H; 2770, ND; 2780, M).

CHACO SECO (5): Salta (5): Santa Victoria, P, N, Baritú, sendero La Junta (MACN: 20724, U). Santa Victoria, Parque Nacional Baritú, Angosto R, Pescado (MACN: 20725, U; 20726, U; 20727, U; 20728, U).

DELTAS E ISLASDEL PARANÁ (9): Corrientes (2): Ituzaingó, Isla Apipé Grande (MACN: 22392, U; 22408, U). Chaco (1): Bermejo, Isla del Cerrito (MACN: 22388, U).

ND: Jujuy (2): Abras de cañas (MACN: 19443, U). 5km al este de El Palomar (MACN: 22568, U). Misiones (2): (MACN: 13204, U; 13205, U; MN: 64778, 3223).

PARANAENSE (150): Misiones (68): Iguazú, Arroyo Urugua-í (MACN: 22421, U; 22428, U; 19209, U; 19210, U). Iguazú, Isla Palacio (MACN: 22419, U; 22430, ND). Iguazú, P. P. Puerto Península (MACN: 22378, U). Iguazú, P. N. Iguazú (MACN: 18327, U; 18340, U; 18380, U; 18379, U; 18329, U; 18328, U; 18330, U; 18326, U; 18338, U; 18339, U; 18315, U; 17963, U; 17964, U; 17962, U; 18341, U). Iguazú, Establecimiento San Jorge(MACN: 18316, U; 18211, U; 18212, U; 18213, U; 18214, U; 18215, U; 18216, U; 18217, U; 18218, U; 18219, U; 18220, U; 18221, U; 18222, U; 18223, U; 18240, U; 18242, U; 18243, U; 18244, U; 18246, U; 18281, U; 18282, U; 18284, U; 18283, U; 18286, U; 18294, U; 18295, U; 18296, U; 18298, U; 18299, U; 18301, U; 18302, U; 18303, U; 18305, U; 18307, U). Iguazú, Arroyo Urugua-í, Puerto Bemberg (en el hotel) (MACN: 50.583, ND). Iguazú, Establecimiento San Jorge, km 23 (MACN: 18288, U). Cainguás, Aristobulo del Valle (MACN: 22433, U; 22373, U; 22386, U). Monte Carlo, Puerto Piray ruta 12 (MACN: 51.87, ND). Monte Carlo, Arroyo Taruma (MACN: 22381, U; 22412, U). Monte Carlo, Sección isla (MACN: 22387, U). San Ignacio, San Ignacio (MACN: 22439, U). San Ignacio, Gobernador Roca (MACN: 22442, U). General San Martín, Puerto Yrú (MACN: 22432, U). AltoParaná (15): Presidente Franco, Puerto Bertoni, cerca del Río Paraná (MNHNP: 0142, H; 0152, M; 0108, H). Ciudad del Este, Escuela Técnica Forestal, Laguna Yrendy (MNHNP: 0122, H; 0109, H; 0 123, H; 0111, H). Presidente Franco, Puerto Bertoni (MNHNP: 0112, M). San Alberto, Reserva Limoy-Itaipú Binacional (MNHNP: 1998, M; 1992, M; 1996, M; 1994, M; 1991,

H). San Alberto, Reserva Limoy-Itaipú Binacional, borde del lago (MNHNP: 1993, H). San Alberto, Reserva Limoy-Itaipú Binacional, en pista de aviación (MNHNP: 1995, M). Amambay (12): Pedro Juan Caballero, Parque Nacional Cerro Corá, A° Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0146, H; 0116, H; 0119, H). Pedro Juan Caballero, Parque Nacional Cerro Corá, 200 m N adim, A° Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0138, H). Pedro Juan Caballero, Parque Nacional Cerro Corá, 350m de la admin, A° Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0133, H). Pedro Juan Caballero, P, N, Cerro Corá, 50m de la admin, A° Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0125, H). Pedro Juan Caballero, Parque Nacional Cerro Corá, 200m N admin, Río Aquidaban-Nigui (MNHNP: 0105, H). Pedro Juan Caballero, Parque Nacional Cerro Corá (MNHNP: 2804, ND; 2811, ND; 2788, ND; 2768, ND; 2800, H). Caazapá (3): Parque Nacional Caaguazú (MNHNP: 0101, H; 0102, H; 0110, M). Canindeyú (42): Villa Ygatimí, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, 1 km S caseta de Carapá (MNHNP: 0897, M; 1990, M; 0896, M; 0900, H). Villa Ygatimí, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, 1km S campamento central (MNHNP: 0 904, M; 0901, M; 0903, M). Villa Ygatimí, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú (MNHNP: 2810, ND; 2831, ND; 2813, ND; 2759, ND; 2842, ND; 2760, ND; 2816, ND; 2839, ND; 2844, ND; 2783, ND; 2786, ND; 2769, ND; 2840, ND; 2771, ND; 2764, M; 2756, H; 2794, H; 2793, H; 2792, M). Álvarez, Reserva Natural Privada Itabo (MNHNP: 2807, ND; 2809, ND; 3059, H; 3057, H; 3056, M; 2767, ND; 2757, H). Alvaréz, Estancia Rivas (MNHNP: 2829, ND; 2846, ND; 2775, ND; 2841, ND). Álvarez, Estancia Itabo (MNHNP: 2837, ND; 2814, ND; 3054, M; 2763, M; 2772, H). Itapúa (6): Alto Vera, Colonia Tarumá, Distrito Heriberta S, de Iglesia, A° Tarumá (MNHNP: 0443, M). Alto Vera, Colonia Tarumá, Distrito Heriberta S, de Iglesia, A° Tarumá (MNHNP: 0448, M; 0 451, M; 0441, M; 0460, H). Alto Vera, Parque Nacional San Rafael (MNHNP: 2796, M). San Pedro (4): Santa Rosa del Aguaray, Yaguareté Forest (MNHNP: 2761, ND; 3055, H; 2781, ND; 2798, H).

YUNGAS (108): Jujuy (37): Ledesma, Yuto (MACN: 13219, U). Ledesma, Libertador General San Martín, Aguas negras (MACN: 20279, U). Santa Bárbara, Finca el Piquete (CML: 10930, Mta; 10933, Mta; 10934, Mtse; 10929, Hva; 10926, Hva; 10928, Mta; 10923, Mta; 10917, Mta; 10924, Mta; 10921, Hva; 10922, Hva; 10920, Mtse; 10919, M; 10927, Hvc; 10913, Mta; 10914, Mtse; 10912, Hva; 10910, Hva; 10894, Hva; 10918, Mta; 10911, Hva; 10925, Mta; 10916, Hva; ). Santa Barbara, Laguna La Brea, a 25 km al O. de Palma Sola (CML: 03097, H; 03098, H; 03099, H). 7 km al N de Las Capillas sobre ruta provincial n° 20 (CML: 07329, M; 07332, M; 07330, M). Santa Bárbara 24,8Km E. Santa Clara (CML: 7851, M). General Manuel Belgrano, río las Capillas 15km al N de las Capillas, sobre ruta provincial n° 20 (CML: 6509, M; 7849, M). Santa Bárbara, entre las Siete Aguas y Vinalito, 2 km al SE de Vinalito, 2° canal (CML: 5113, ND; 5112, ND; 5115, ND). Salta (28): Orán, Aguas blancas, Vado Ayazarbal (MACN: 16397, U). Orán, Aguas blancas (MACN: 17069, U; 17095, U). Orán, Río Pescado (MACN: 17071, U; 17072, U). Orán, Finca los dos Ríos 11km N y 11km W de Orán (CML: 0 7323, ND; 0 7326, ND; 07327, ND; 07324, ND). 43,7km al NO del cruce de rutas 50 y 18 camino a isla de Cañas (CML: 07306, ND; 07314, ND; 07311, ND; 07312, ND; 07339, ND). San Martín, 12 km O de Piquirenda Viejo (CML: 0 7304, ND; 0 7303, M; 07313, ND; 07302, ND). San Martín, 12,6 km W de Piquirenda Viejo (CML: 07307, ND; 0 7310, ND). 43,7km al NO del cruce de rutas 50 y 18 camino a Isla de Cañas (CML: 07308, ND). Orán, 40km al NO del cruce Ruta 50 y ruta provincial 18, sobre camino a Isla de Cañas (CML: 7862, H; 7861, Haa). Metán, app. 3,5km al O de Metán (CML: 11898, Mta). Metán, app. 6km al W de Metán sobre Río Las Conchas (CML: 11901, M). 40km al NW del cruce de ruta 50 y ruta provincial 18, sobre camino a San Andrés (CML: 7858, M; 7859, H). Anta, Río El Naranjo 14km de rutas sobre camino a P.N. El Rey (CML: 6029, H). Tucuman (42): Buruyacú, Agua colorada (MACN: 17087, U; 17086, U; 17085, U; 17084, U; 17082, U; 17083, U). Río Chico, Aguilares, Los Sarmientos (CML: 0 2371, Haa). Yerba buena, Reserva Experimental Horco

Molle, Río Las Cañas (CML: 02372, Haa). Yerba buena, Reserva Experimental Horco Molle, Río Las Piedras, Parque Biológico (CML: 02375, Haa; 0 2376, M; 02377, Haa; 0 2386, M; 02385, H; 02384, M; 02383, M; 0 2382, ND; 02378, H; 0 2381, ND; 02380, H; 0 2379, H). Burruyacú, El Cadillac, Camping La Curra (CML: 11902, Mta). Burruyacú, Balneario Piedra tendida (CML: 7868, M). Tafí Viejo, a 5 km de El Siambón a orillas del Río Grande (CML: 0 7298, H). Monteros, Reserva La Florida, 7km O Ibatín, Río Pueblo Viejo (CML: 6378, H; 0 3116, M; 6377, ND; 0 5433, M). Tafí Viejo, a 5 km SO de El Siambón (CML: 7869, H; 7870, M; 7871, H; ). Burruyacú, El Aserradero (CML: 9877, M). Juan B. Alberdi, Villa de Batiruana (CML: 10825, Hva). Río Chico, Reserva provincial Santa Ana (El Saltón) (CML: 0 3130, M). Juan B. Alberdi, hostería Eskay apu escaba de abajo (CML: 10824, Hva). Burruyacú, Reserva Aguas chiquitas (CML: 03117, H; 4618, Mta). Tafí Viejo, 25 km de El Siambón a orillas del Río Grande (CML: 07316, M). Trancas, San Pedro de Colalao (CML: 0 1668, ND). La Cocha, Dique San Ignacio (CML: 5026, ND). Juan B. Alberdi, Dique Escaba (CML: 0 4790, H). Burruyacú, Balniario Piedra Tendida 6km al O de El Cajon (CML: 0 5312, M). Juan B. Alberdi, Dique Escaba 700m, al NO del Paredon (CML: 4789, ND). Catamarca (1): 7km S de la Viña, Arroyo de Durazno (CML: 11826, H)

ND (6): Jujuy (2): Abras de Cañas (MACN: 19443, U). 5 km al este de El Palomar (MACN: 22568, U). Misiones (2): ND (MACN: 13204, U; 13205, U). ND (2): ND (MN: 64778, ND; 3223, ND).

**Apéndice 2.4** Tablas de datos dietarios**Tabla A.2.4.1.** Especies de plantas registradas en la dieta de *Sturnira lilium* para las regiones de estudio.

Familia/especie	Región						Fruto
	Para	Yun	CyM	BIB	BCSM	C	
<b>Bromeliaceae</b>							
<i>Bilbergia zeyrina</i>							Baya
<b>Araceae</b>							
<i>Philodendron apendiculatum</i>							Espádice
<b>Cecropiaceae</b>							
<i>Cecropia pachystachya</i> (=adenopus)							Espádice
<i>Cecropia glaziovii</i>							Espádice
<i>Cecropia hololeuca</i>							Espádice
<b>Cactaceae</b>							
<i>Rhipsalis floccosa</i>							Baya
<i>Lepismium cruciforme</i>							Baya
<b>Cannabaceae</b>							
<i>Celtis iguanaea</i>							Drupa
<b>Sapotaceae</b>							
<i>Crhsophyllum gonocarpum</i>							Baya
<b>Hypericaceae</b>							
<i>Vismia brasiliensis</i>							Baya
<i>Vismia magnoliifolia</i>							Baya
<b>Moraceae</b>							
<i>Ficus citrifolia</i>							Sicono
<i>Ficus cestrifolia</i>							Sicono
<i>Ficus luschnathiana</i>							Sicono
<i>Ficus guaranitica</i>							Sicono
<i>Ficus mexiae</i>							Sicono
<i>Ficus cestrifolia</i>							Sicono
<i>Ficus organensis</i>							Sicono
<i>Ficus eximia</i>							Sicono
<i>Maclura tinctoria</i>							Baya
<i>Morus nigra</i>							Eterio
<b>Passifloraceae</b>							
<i>Passiflora amethystina</i>							Baya
<i>Passiflora umbilicata</i>							Baya
<b>Piperaceae</b>							
<i>Piper aduncum</i>							Espádice
<i>Piper amalago</i>							Espádice
<i>Piper gaudichaudianum</i>							Espádice
<i>Piper hispidum</i>							Espádice
<i>Piper corintoanum</i>							Espádice
<i>Piper tucumanum</i>							Espádice
<i>Piper goehnei</i>							Espádice
<i>Piper crassinervium</i>							Espádice
<i>Piper glabratum</i>							Espádice
<i>Piper richardiiifolium</i>							Espádice
<i>Piper amplum</i>							Espádice
<b>Rubiaceae</b>							
<i>Psychotria carthagagenensis</i>							Drupa
<b>Myrtaceae</b>							
<i>Psidium guajava</i>							Baya

Familia/especie	Region					
	Para	Yun	CyM	BIB	BCSM	C
<b>Rosaceae</b>						
<i>Rubus boliviensis</i>						Eterio
<i>Rubus brasiliensis</i>						Eterio
<b>Solanaceae</b>						
<i>Solanum aligerum</i> (=grossum)						Baya
<i>Solanum abutiloides</i>						Baya
<i>Solanum atropurpureum</i>						Baya
<i>Solanum granulosum leprosum</i>						Baya
<i>Solanum pseudocapsicum</i> (=tucumanense)						Baya
<i>Solanum riparium</i>						Baya
<i>Solanum symmetricum</i> (=versabile)						Baya
<i>Solanum tenuispinum</i> (=chaetophorum)						Baya
<i>Solanum trichoneuron</i>						Baya
<i>Solanum sanctae-catharinae</i>						Baya
<i>Solanum capsicum</i>						Baya
<i>Solanum cinnamomeum</i>						Baya
<i>Solanum cf. paranaense</i>						Baya
<i>Solanum rufescens</i>						Baya
<i>Solanum scuticum</i>						Baya
<i>Solanum subsylvestris</i>						Baya
<i>Solanum swartzianum</i>						Baya
<i>Solanum variable</i>						Baya
<i>Solanum erianthum</i>						Baya
<i>Solanum pseudoquina</i> (=inequale)						Baya
<i>Solanum mauritianum</i>						Baya
<i>Solanum diflorum</i>						Baya
<i>Solanum americanum</i>						Baya
<i>Solanum viarum</i>						Baya
<i>Dysochroma viridiflorum</i>						Baya
<i>Aureliana fasciculata</i>						Baya
<i>Vassobia breviflora</i>						Baya
<b>Urticaceae</b>						
<i>Urera caracasana</i>						Eterio
<b>Vitaceae</b>						
<i>Vitis vinifera</i>						Baya

Referencias: en región: Para, Paranaense; Yun, Yungas; CyM, Campos y Malezales; Cer, Cerrado; BCSM, Bosque Constero Serra do Mar; BIB, Bosque Interior de Bahía.

**Tabla A.2.4.2** Datos de frecuencia de ítems de dieta normalizados utilizados en los PLSS de integración ecomorfológica para cada localidad de cada ecorregión estudiada, según la categoría de familia y número de ejemplares muestreados para para cada caso (distinguidos por cráneo y mandíbula completos o por separado).

Región	Ara	Bro	Cac	Can	Cec	Cur	Hyp	Mel	Mor	Myr	Pas	Pip	Ros	Rub	Sap	Sol	Urt	Vit	CyM	C	M
BCSM1	0	0	0	0	0,03	0	0	0	0	0	0	0,14	0	0	0	0,82	0	0	0	0	0
BCSM2	0,01	0	0	0	0,01	0,03	0,01	0	0,01	0	0	0,05	0,01	0	0	0,81	0	0	0	0	0
	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,02</b>	<b>0,01</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,09</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,82</b>	<b>0</b>	<b>0</b>			
BCSM3	0	0	0	0	0,03	0	0	0	0,03	0	0,03	0,10	0	0	0	0,79	0	0	4	4	4
BIB2	0	0	0	0	0,05	0	0,01	0,01	0,07	0	0	0,08	0	0	0	0,76	0	0	0	0	0
BIB3	0	0	0	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0,33	0	0	0	0,33	0	0	2	2	2
Cer2	0	0	0	0	0,08	0	0	0	0,02	0	0	0,05	0	0	0	0,83	0	0	1	1	1
Cer3	0	0	0	0	0	0	0	0	0,02	0	0	0,10	0	0	0	0,86	0	0	0	0	0
CyM1	0	0	0	0	0	0	0	0	0,17	0	0	0	0	0	0	0,82	0	0	21	21	23
Para1	0	0	0	0	0,03	0	0	0	0,19	0	0	0,42	0	0	0,05	0,27	0	0	91	92	105
Para2	0	0	0,08	0	0	0	0	0	0,05	0	0,02	0	0	0	0	0,82	0	0	0	0	0
Para3	0	0	0	0	0,09	0	0	0	0,07	0	0	0,18	0	0	0	0,64	0	0	41	42	43
Para4	0	0	0	0	0,05	0	0	0	0,09	0	0	0,25	0	0	0	0,59	0	0	16	16	17
Para5	0	0	0	0	0,02	0	0	0	0,03	0	0	0,21	0	0	0	0,72	0	0	0	0	0
Para6	0	0	0	0	0,06	0	0	0	0,37	0	0	0,12	0	0	0	0,43	0	0	0	0	0
Para7	0	0	0	0	0,41	0	0	0	0	0	0	0,08	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0
Yun1	0	0	0	0,12	0	0	0	0	0	0	0	0,32	0	0	0	0,53	0,01	0	0	0	0
Yun11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,33	0	0	0	0,66	0	0	0	0	0
	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,06</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,33</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,59</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>33</b>	<b>33</b>	<b>33</b>
Yun2	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0	0	0	0,31	0	0	0	0,65	0	0	12	12	12
Yun4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	9	9	9
Yun5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,22	0	0	0	0,77	0	0	0	0	0
Yun6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,28	0	0	0	0,71	0	0	0	0	0
Yun7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,16	0	0	0	0,83	0	0	0	0	0
Yun8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,23	0	0	0	0,76	0	0	0	0	0
Yun9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,37	0	0	0	0,62	0	0	0	0	0

Región	Ara	Bro	Cac	Can	Cec	Cur	Hyp	Mel	Mor	Myr	Pas	Pip	Ros	Rub	Sap	Sol	Urt	Vit	CyM	C	M
Yun10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,60	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0	0
	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,31</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,68</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>21</b>							
Yun13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0	0	0	0,98	0	0	0	0	0
Yun14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Yun15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0,97	0	0	0	0	0
	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,01</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,98</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>							
Yun17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Yun18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,55	0	0	0	0	0,44	0	0	0	0	0
Yun19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,46	0	0	0	0	0,53	0	0	0	0	0
Yun23	0	0	0	0	0	0	0	0,16	0	0	0	0,16	0,16	0	0	0,50	0	0	0	0	0
	<b>0</b>	<b>0,04</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,25</b>	<b>0,04</b>	<b>0,04</b>	<b>0</b>	<b>0,62</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>							
Yun20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	13	13	13
Yun21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,05	0	0	0	0	0,94	0	0	8	8	9

Referencias: Ara, Araceae; Bro, Bromeliaceae; Cac, Cactaceae; Can, Cannabaceae; Cec, Cecropiaceae; Cur, Curcubitacea; Hyp, Hypericaceae; Mel, Melastomataceae; Mor, Moraceae; Myr, Myrtaceae; Pas, Passifloraceae; Pip, Piperaceae; Ros, Rosaceae; Rub, Rubiaceae; Sap, Sapotaceae; Sol, Solanaceae; Urt, Urticaceae; Vit, Vitaceae; CyM, cráneo y mandíbula; C, cráneo; M, mandíbula; en región: Para, Paranense; CyM, Campos y malezales; BCSM, Bosque Costero Serra do Mar; BIB, Bosque Interior de Bahía; Yun, Yungas; Cer, Cerrado. Valores en negrita localidades promediadas

**Tabla A.2.4.3.** Datos de frecuencia de ítems de dieta normalizados utilizados en los PLSS de integración ecomorfológica para cada localidad de cada ecorregión estudiada, según la categoría de géneros.

Región	Aur	Bil	Cec	Cel	Crh	Dys	Fic	Lep	Mac	Mic	Mor	Pas	Phi	Pip	Psi	Psy	Rhi	Rub	Sol	Ure	Vas	Vis	Vit	
BCSM1	0,06	0	0,04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,20	0	0	0	0	0	0,66	0	0,04	0	0	
BCSM2	0,02	0	0,02	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0,02	0,06	0	0	0	0	0,02	0,62	0	0,21	0,02	0	
	<b>0,04</b>	<b>0</b>	<b>0,03</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,01</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,01</b>	<b>0,13</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,01</b>	<b>0,64</b>	<b>0</b>	<b>0,13</b>	<b>0,01</b>	<b>0</b>	
BCSM3	0	0	0,03	0	0	0	0,03	0	0	0	0	0,03	0	0,10	0	0	0	0	0	0,80	0	0	0	0
BIB2	0	0	0,05	0	0	0,09	0,08	0	0	0,01	0	0	0	0,09	0	0	0	0	0	0,67	0	0	0,01	0
BIB3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,33	0	0	0	0	0	0,33	0	0	0,33	0	0
Cer2	0	0	0,08	0	0	0	0,03	0	0	0	0	0	0,06	0	0	0	0	0	0,83	0	0	0	0	0
Cer3	0	0	0	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0	0,11	0	0	0	0	0	0,87	0	0	0	0	0
CyM1	0	0	0	0	0	0	0,18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,82	0	0	0	0	0
Para1	0	0	0,04	0	0,06	0	0,09	0	0,10	0	0	0	0,43	0	0	0	0	0	0,27	0	0	0	0	0
Para2	0	0	0	0	0	0	0,06	0,02	0	0	0	0,03	0	0	0	0	0,05	0	0,76	0	0,08	0	0,01	0
Para3	0	0	0,12	0	0	0	0,09	0	0	0	0	0	0,22	0	0	0	0	0	0,57	0	0	0	0	0
Para4	0	0	0,07	0	0	0	0,12	0	0	0	0	0	0,31	0	0	0	0	0	0,50	0	0	0	0	0
Para5	0	0	0,03	0	0	0	0,04	0	0	0	0	0	0,21	0	0	0	0	0	0,73	0	0	0	0	0
Para6	0	0	0,06	0	0	0	0,38	0	0	0	0	0	0,13	0	0	0	0	0	0,44	0	0	0	0	0
Para7	0	0	0,42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,08	0	0	0	0	0	0,50	0	0	0	0	0
Yun1	0	0	0	0,12	0	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0,32	0	0	0	0	0,54	0,01	0	0	0	0
Yun11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,34	0	0	0	0	0	0,66	0	0	0	0	0
	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,06</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,33</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,60</b>	<b>0,01</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
Yun2	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0	0	0	0	0,32	0	0	0	0	0	0,66	0	0	0	0	0
Yun4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Yun5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,23	0	0	0	0	0	0,77	0	0	0	0	0
Yun6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,28	0	0	0	0	0	0,72	0	0	0	0	0
Yun7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,17	0	0	0	0	0	0,83	0	0	0	0	0
Yun8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,23	0	0	0	0	0	0,77	0	0	0	0	0
Yun9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,38	0	0	0	0	0	0,63	0	0	0	0	0
Yun10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,60	0	0	0	0	0	0,40	0	0	0	0	0
	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,31</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,69</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>

Región	Aur	Bil	Cec	Cel	Crh	Dys	Fic	Lep	Mac	Mic	Mor	Pas	Phi	Pip	Psi	Psy	Rhi	Rubl	Sol	Ure	Vas	Vit	Vit
Yun13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0	0,98	0	0	0	0
Yun14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,00	0	0	0	0
Yun15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,03	0	0	0	0	0	0,97	0	0	0	0
	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,01</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,99</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>									
Yun17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,00	0	0	0	0
Yun18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,56	0	0	0	0	0	0,44	0	0	0	0
Yun19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,46	0	0	0	0	0	0,54	0	0	0	0
Yun23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,17	0	0	0	0,17	0	0,17	0,33	0	0,17	0	0	0	0
	<b>0</b>	<b>0,04</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,25</b>	<b>0</b>	<b>0,04</b>	<b>0</b>	<b>0,04</b>	<b>0,58</b>	<b>0</b>	<b>0,04</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>								
Yun20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Yun21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,06	0	0	0	0	0,95	0	0	0	0	0

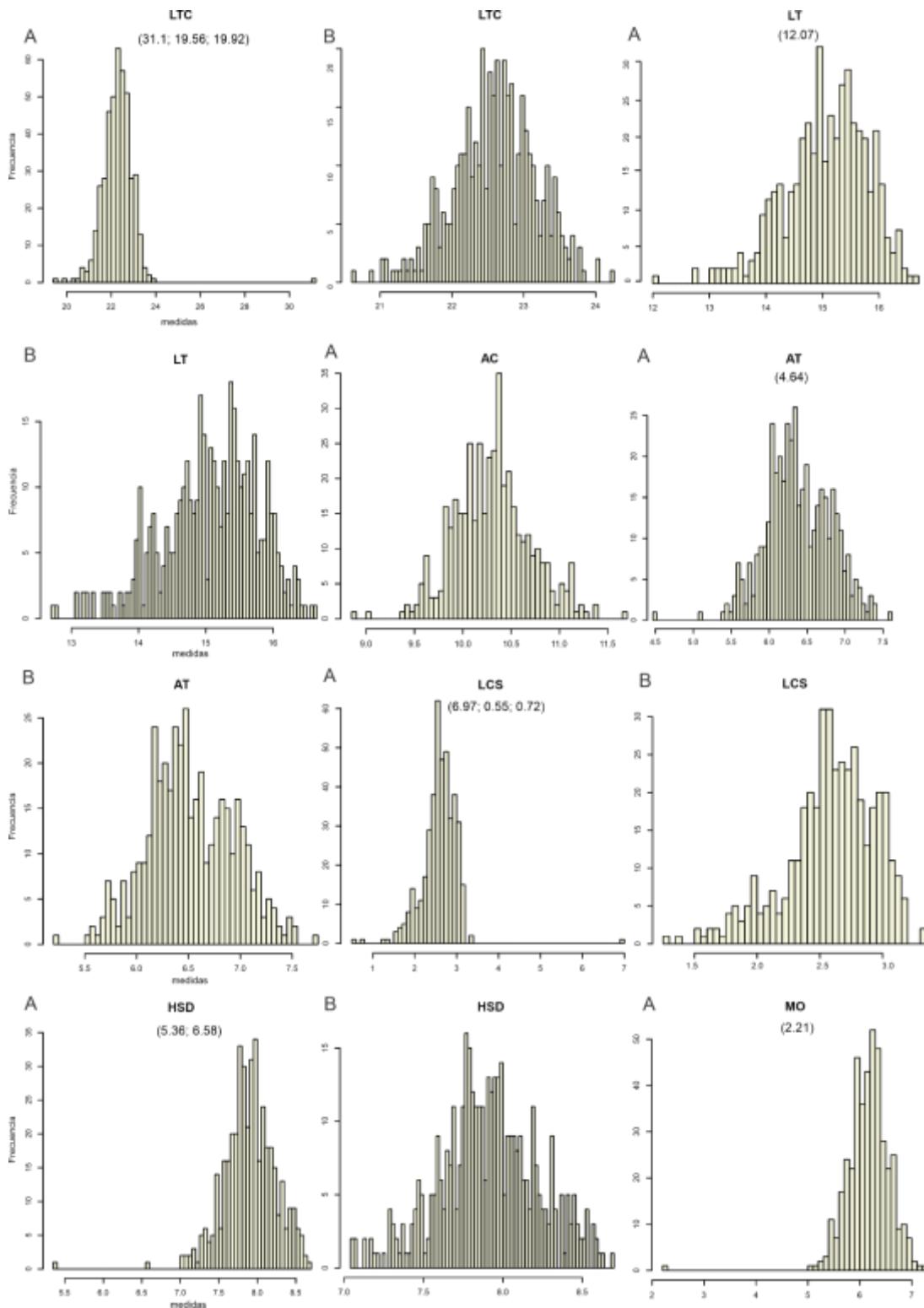
Referencias: Aur, *Aureliana*; Bil, *Billbergia*; Cec, *Cecropia*; Crh, *Crhysophyllum*; Dys, *Dyssochroma*; Fic, *Ficus*; Lep, *Lepismium*; Mac, *Maclura*; Mic, *Micronia*; Mor, *Morus*; Pas, *Passiflora*; Phi, *Philodendron*; Pip, *Piper*; Psi, *Psidium*; Psy, *Psychotria*; Rhi, *Rhipsalis*; Rub, *Rubus*; Sol, *Solanum*; Ure, *Urera*; Vas, *Vassobia*; Vis, *Vismia*; Vit, *Vitis*; Cel, *Celtis*; Para, *Paranense*; CyM, Campos y malezales; BCSM, Bosque Costero Serra do Mar; BIB, Bosque Interior de Bahía; Yun, Yungas; Cer, Cerrado

**Tabla A.2.4.4** Datos de frecuencia de ítems de dieta normalizados utilizados en los PLSs de integración ecomorfológica para cada localidad de cada ecoregión estudiada, según la categoría de tipos de frutos.

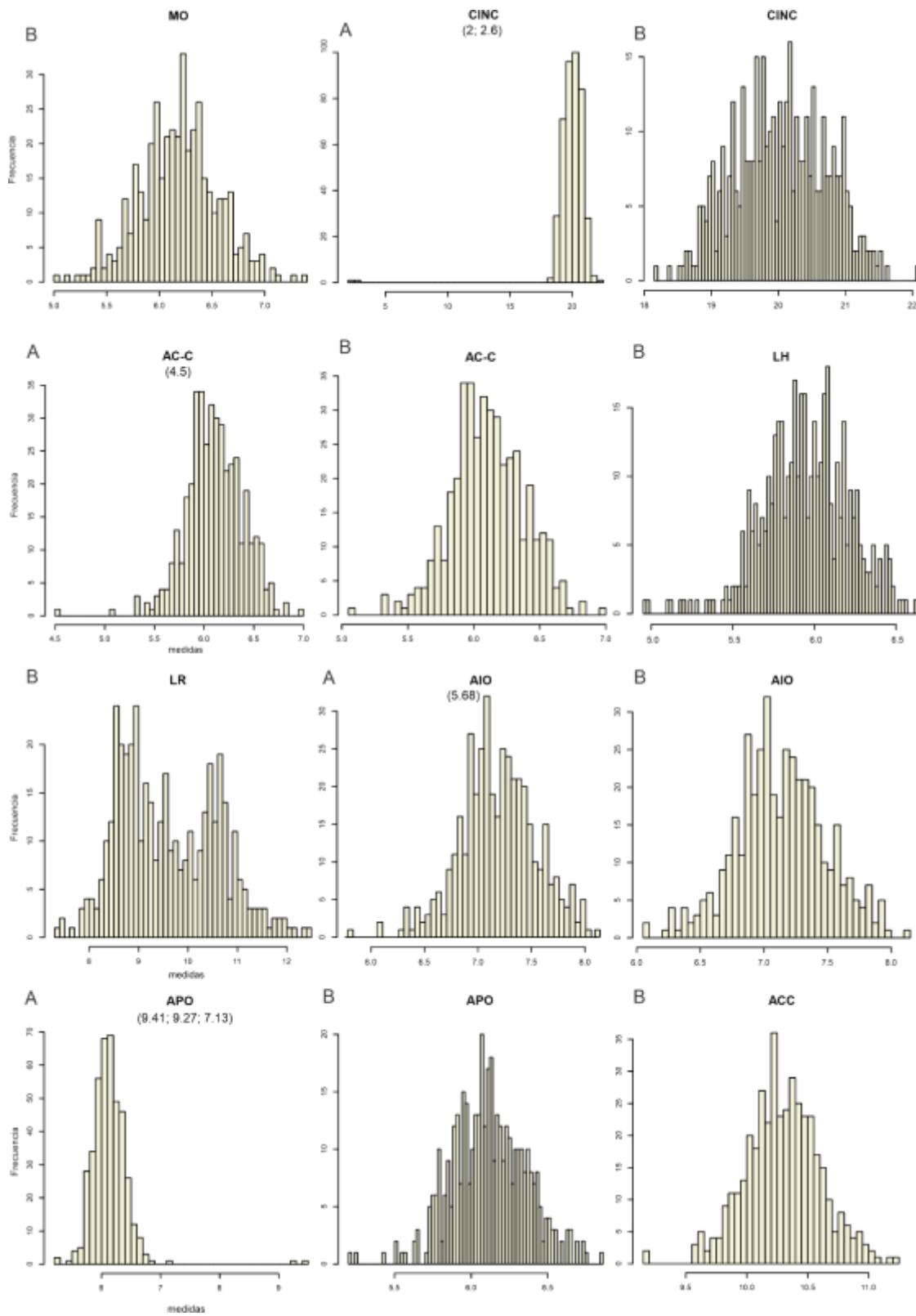
Región	Baya	Drupa	Eterio	Espádice	Sicono
BCSM1	0,76	0	0	0,24	0
BCSM2	0,87	0	0,02	0,10	0,02
	<b>0,81</b>	<b>0</b>	<b>0,01</b>	<b>0,17</b>	<b>0,01</b>
BCSM3	0,83	0	0	0,14	0,03
BIB2	0,79	0	0	0,14	0,08
BIB3	0,67	0	0	0,33	0
Cer2	0,83	0	0	0,14	0,03
Cer3	0,87	0	0	0,11	0,02
CyM1	0,82	0	0	0	0,18
Para1	0,44	0	0	0,47	0,09
Para2	0,94	0	0	0	0,06
Para3	0,57	0	0	0,34	0,09
Para4	0,50	0	0	0,39	0,12
Para5	0,73	0	0	0,24	0,04
Para6	0,44	0	0	0,19	0,38
Para7	0,50	0	0	0,50	0
Yun1	0,54	0,12	0,01	0,32	0
Yun11	0,66	0	0	0,34	0
	<b>0,60</b>	<b>0,06</b>	<b>0,01</b>	<b>0,33</b>	<b>0</b>
Yun2	0,66	0,02	0	0,32	0
Yun4	0	0	0	1,00	0
Yun5	0,77	0	0	0,23	0
Yun6	0,72	0	0	0,28	0
Yun7	0,83	0	0	0,17	0
Yun8	0,77	0	0	0,23	0
Yun9	0,63	0	0	0,38	0
Yun10	0,40	0	0	0,60	0
	<b>0,69</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,31</b>	<b>0</b>
Yun13	0,98	0	0	0,02	0
Yun14	1,00	0	0	0	0
Yun15	0,97	0	0	0,03	0
	<b>0,99</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,01</b>	<b>0</b>
Yun17	1,00	0	0	0	0
Yun18	0,44	0	0	0,56	0
Yun19	0,54	0	0	0,46	0
Yun23	0,50	0,17	0,33	0	0
	<b>0,62</b>	<b>0,04</b>	<b>0,08</b>	<b>0,25</b>	<b>0</b>
Yun20	0	0	0	1,00	0
Yun21	0,95	0	0	0,06	0

Referencias: Para, Paranense; CyM, Campos y malezales; BCSM, Bosque Costero *Serra do Mar*; BIB, Bosque Interior de Bahía; Yun, Yungas; Cer, Cerrado.

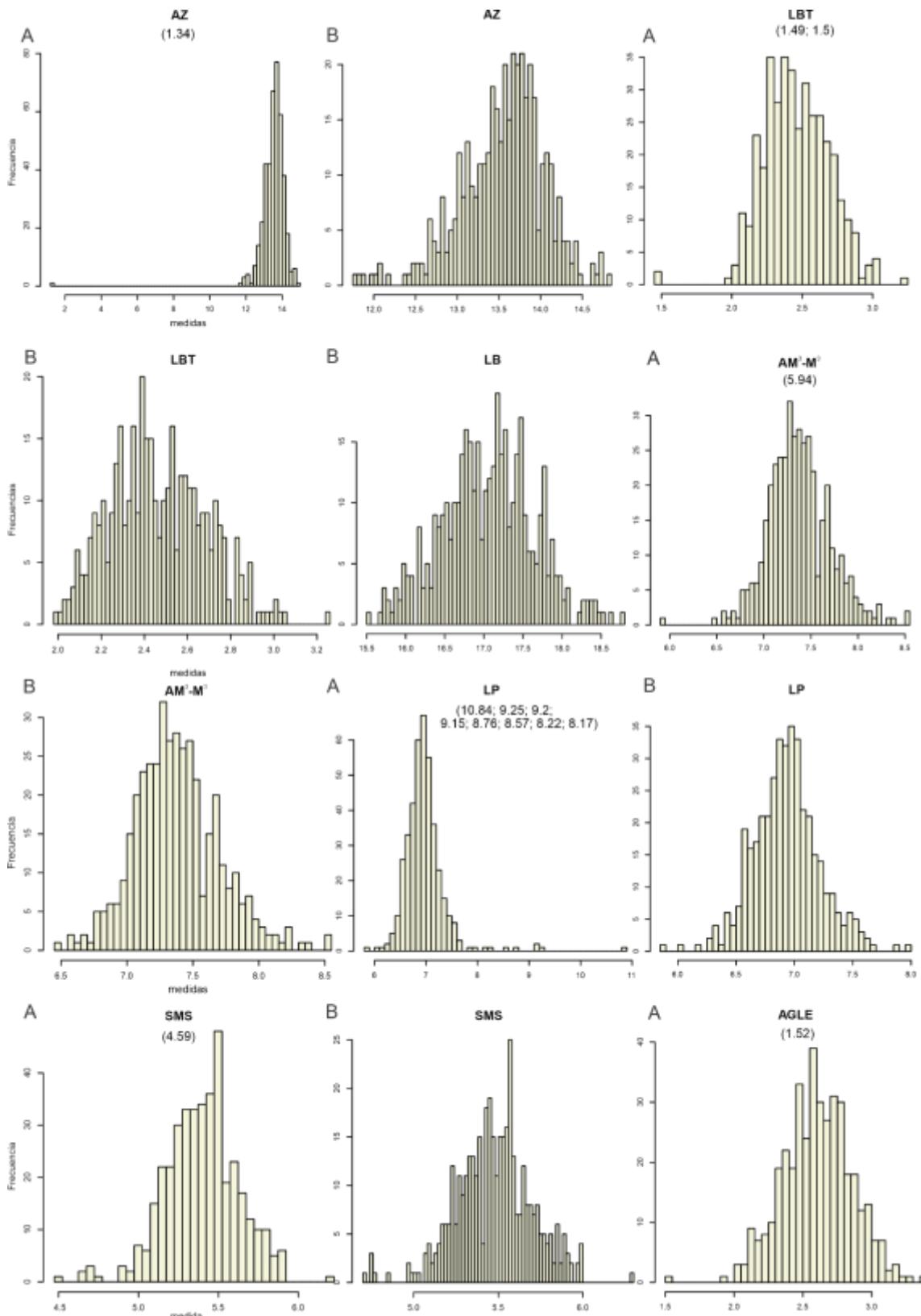
**Apéndice 2.5.** Histogramas de variables morfométricas medidas



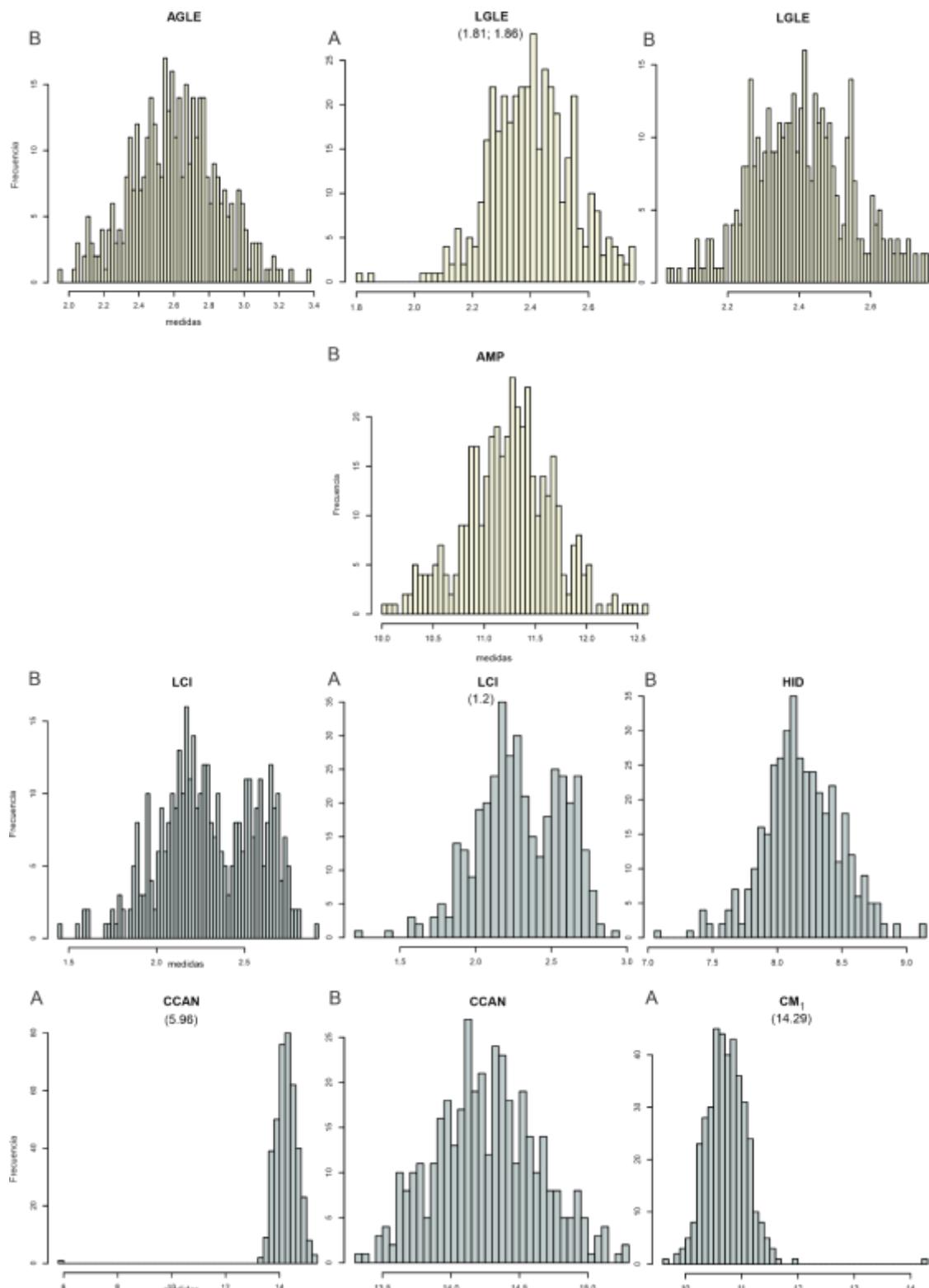
**Figura A.2.5.1.** Frecuencia de ocurrencia de datos para todas las medidas tomadas de cada uno de los especímenes de *Sturnira lilium* estudiados A, variables con presencia de *outliers*, B, variables corregidas eliminando especímenes con presencia de *outliers*. Referencias: entre () valores *outliers*, barras en beige frecuencias de las medidas de cráneo. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4.



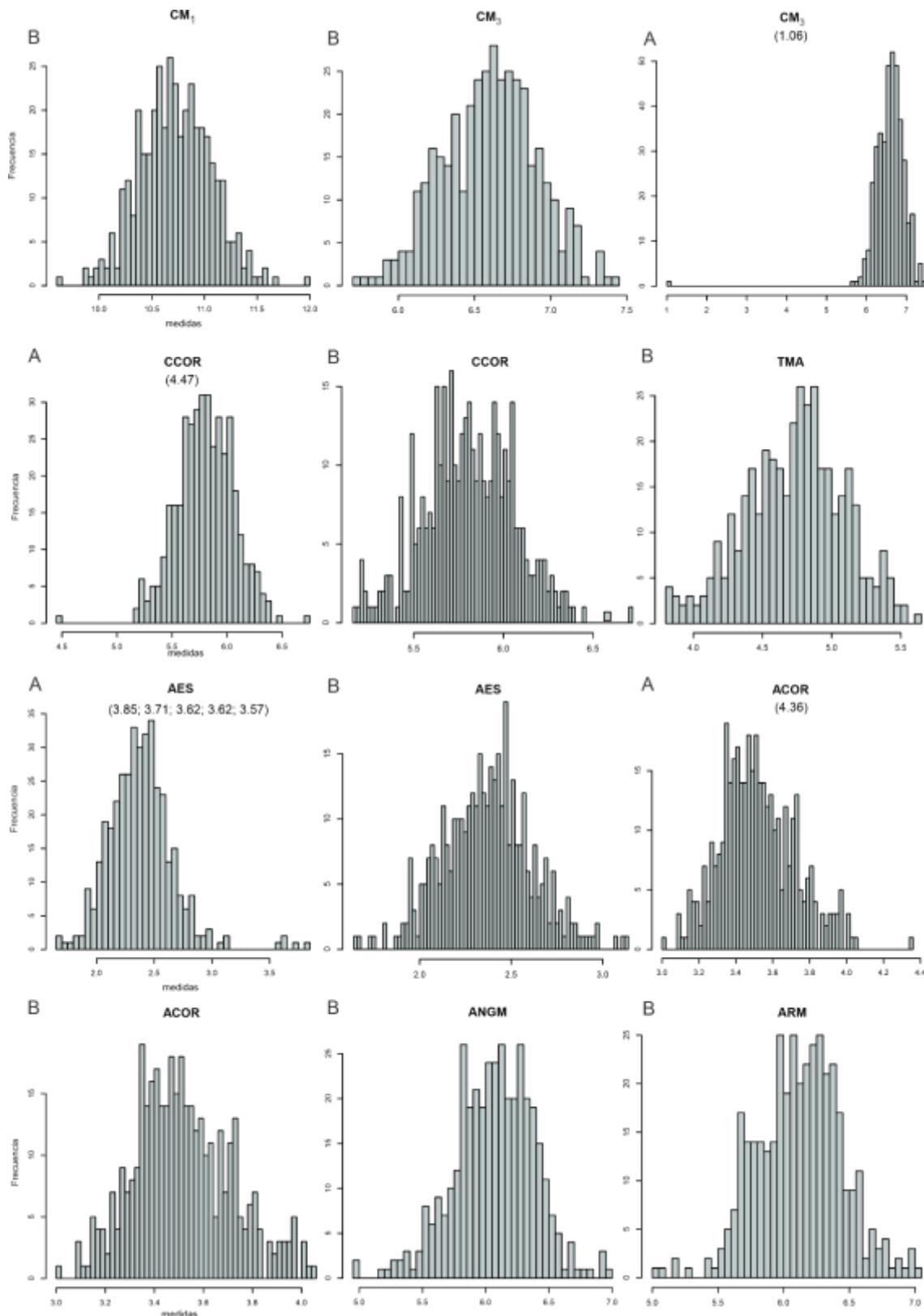
**Figura A.2.5.2** Frecuencia de ocurrencia de datos para todas las medidas tomadas de cada uno de los especímenes de *Sturnira lilium* estudiados A, variables con presencia de outliers, B, variables corregidas eliminando especímenes con presencia de outliers. Referencias: entre () valores outliers; barras en beige frecuencias de las medidas de cráneo. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4



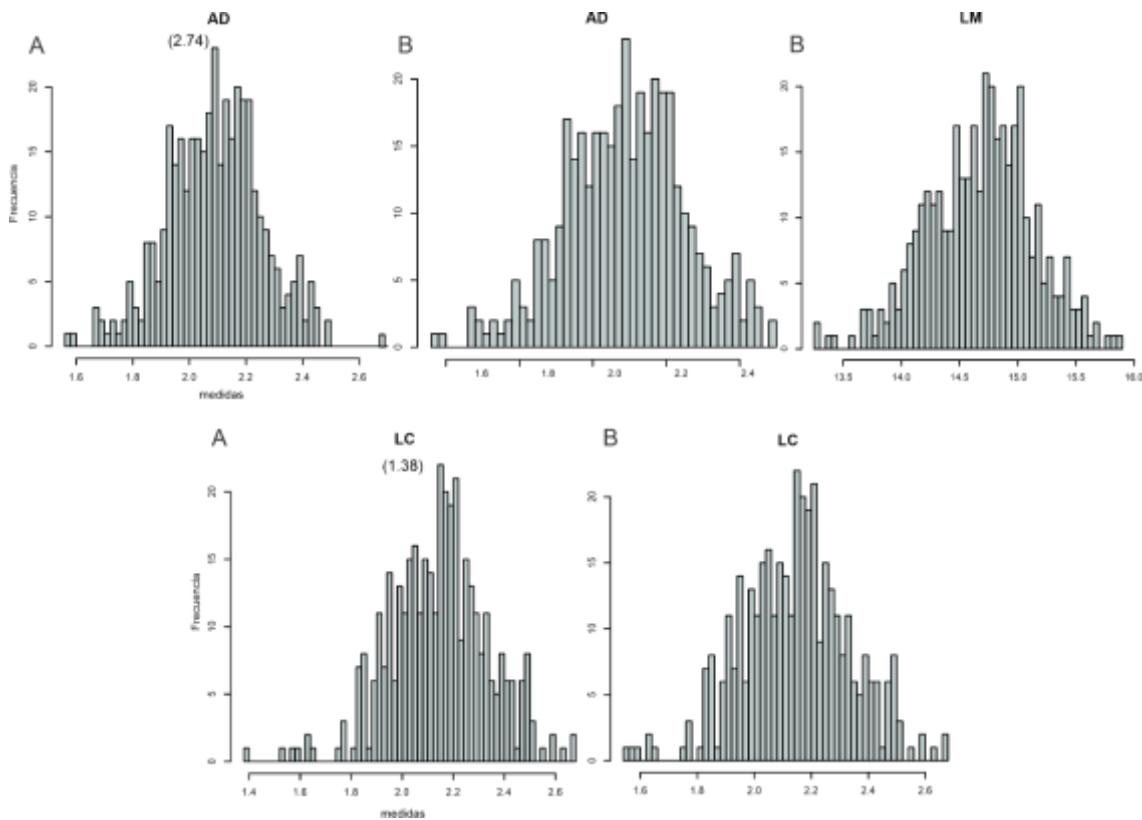
**Figura A.2.5.3** Frecuencia de ocurrencia de datos para todas las medidas tomadas de cada uno de los especímenes de *Sturnira lilium* estudiados. A, variables con presencia de outliers; B, variables corregidas eliminando especímenes con presencia de outliers. Referencias: entre () valores outliers, barras en beige frecuencias de las medidas de cráneo. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4



**Figura A.2.5.4** Frecuencia de ocurrencia de datos para todas las medidas tomadas de cada uno de los especímenes de *Sturnira lilium* estudiados. A, variables con presencia de outliers, B, variables corregidas eliminando especímenes con presencia de outliers. Referencias: entre () valores outliers; barras en beige frecuencias de las medidas de cráneo, en gris de las medidas de mandíbula. Para abreviaturas de medidas ver ver Figura 2.4



**Figura A.2.5.5** Frecuencia de ocurrencia de datos para todas las medidas tomadas de cada uno de los especímenes de *Sturnira lilium* estudiados. A, variables con presencia de outliers, B, variables corregidas eliminando especímenes con presencia de outliers. Referencias: especímenes eliminados y entre () valores outliers, barras en gris frecuencia de las medidas de la mandíbula. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4



**Figura A.2.5.6** Frecuencia de ocurrencia de datos para todas las medidas tomadas de cada uno de los especímenes de *Sturnira lilium* estudiados. A, variables con presencia de outliers, B, variables corregidas eliminando especímenes con presencia de outliers. Referencias: entre () valores outliers, barras en gris frecuencia de las medidas de la mandíbula. Para abreviaturas de medidas ver ver Figura 2.4

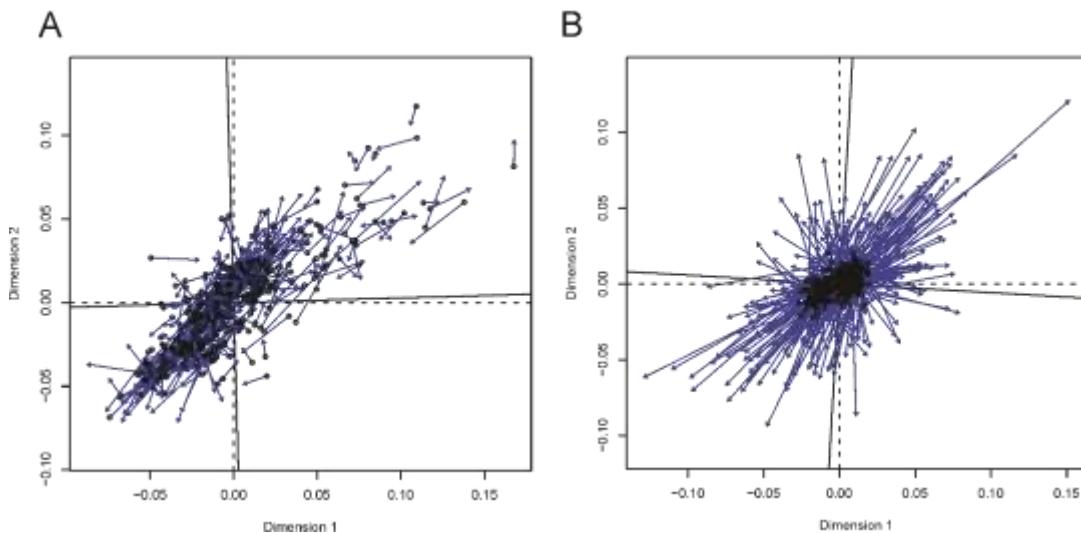
**Apéndice 2.6.** Resultados del Test de Rosner**Tabla A.2.6.1.** Resultados del Test de Rosner para los especímenes de *Sturnira lilium* con outliers verdaderos.

<b>variable</b>	<b>i</b>	<b>media.i</b>	<b>SD.i</b>	<b>valor</b>	<b>espécimen</b>	<b>R.i.</b>	<b>lambda.i.</b>	
Cráneo	LTC	0	22,2910	0,7410	31,1	MNHNP2797	11,888	3,823
		1	22,2705	0,6072	19,56	CM-FaCENA53	4,464	3,822
		2	22,2768	0,5935	19,92	MACN18287	3,971	3,822
	LT	0	15,0677	0,7345	12,07	MACN18297	4,081	3,820
		0	6,5209	0,4255	4,64	CML10931	4,420	3,817
	LCS	0	2,5925	0,4368	6,97	MNHNP2787	10,021	3,816
		1	2,5821	0,3811	0,55	MACN22391	5,333	3,815
		2	2,5869	0,3683	0,72	CML04669	5,070	3,815
	HSD	0	7,9026	0,3454	5,36	MNHNP0153	7,362	3,818
		1	7,9086	0,3227	6,58	MNHNP0848	4,116	3,818
Mandíbula	MO	0	6,1746	0,4220	2,21	CML9874	9,394	3,816
	CINC	0	19,9510	1,4104	2	CML02374	12,728	3,814
		1	19,9942	1,1017	2,6	MNHNP2790	15,788	3,813
	AC-C	0	6,1076	0,2876	4,5	MNHNP0140	5,590	3,815
	AIO	0	7,1331	0,3618	5,68	MACN17066	4,016	3,815
	APO	0	6,1396	0,3340	9,41	CML01093	9,792	3,813
		1	6,1317	0,2930	9,27	MNHNP0113	10,710	3,813
		2	6,1241	0,2492	7,13	MACN26324	4,036	3,812
	AZ	0	13,5195	0,7857	1,34	CML10915	15,501	3,809
	LBT	0	2,4651	0,2321	1,49	CML07301	4,201	3,794
		1	2,4677	0,2270	1,5	MACN17971	4,262	3,794
Mandíbula	AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	0	7,3796	0,3314	5,94	MACN18285	4,344	3,810
	LP	0	6,9773	0,4184	10,84	CML7857	9,233	3,809
		1	6,9678	0,3723	9,25	CML7854	6,130	3,808
		2	6,9621	0,3551	9,2	CML6162	6,303	3,807
		3	6,9566	0,3376	9,15	CML7855	6,497	3,807
		4	6,9512	0,3198	8,76	CML7852	5,656	3,806
		5	6,9467	0,3072	8,57	CML7853	5,284	3,805
		6	6,9427	0,2967	8,22	CML7856	4,305	3,805
		7	6,9395	0,2901	8,17	MNHNP2806	4,242	3,804
	SMS	0	5,4782	0,2317	4,59	MACN18241	3,833	3,804
Mandíbula	AGLE	0	2,6103	0,2518	1,52	MACN20904	4,331	3,803
	LGLE	0	2,4083	0,1435	1,81	MACN22567	4,169	3,802
		1	2,4098	0,1405	1,86	CML02373	3,913	3,801
	LCI	0	2,3017	0,2813	1,2	MNHNP0454	3,916	3,797
	CCAN	0	14,2490	0,5652	5,96	MNHNP2785	14,665	3,798
	CM <sub>1</sub>	0	10,7388	0,3844	14,29	CML7863	9,240	3,798
	CM <sub>3</sub>	0	6,5931	0,4163	1,06	MNHNP2765	13,290	3,797
	CCOR	0	5,8067	0,2616	4,47	CML10932	5,110	3,796
	AES	0	2,3891	0,2857	3,85	CM-FaCENA76	5,113	3,795
		1	2,3853	0,2763	3,71	CM-FaCENA73	4,795	3,794
		2	2,3819	0,2682	3,62	CM-FaCENA78	4,616	3,794
		3	2,3787	0,2610	3,62	CM-FaCENA 37	4,756	3,793
		4	2,3754	0,2535	3,57	CM-FaCENA7	4,712	3,792
	ACOR	0	3,5237	0,2038	4,36	MACN18245	4,103	3,791
	AD	0	2,0958	0,1687	2,74	CML5118	3,818	3,791
	ANGM	0	2,1481	0,1934	1,38	MNHNP0825	3,971	3,791

Referencia: i, numero de interacciones; S.D., desvío estándar; R.i., resultado del test de Rosner. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4

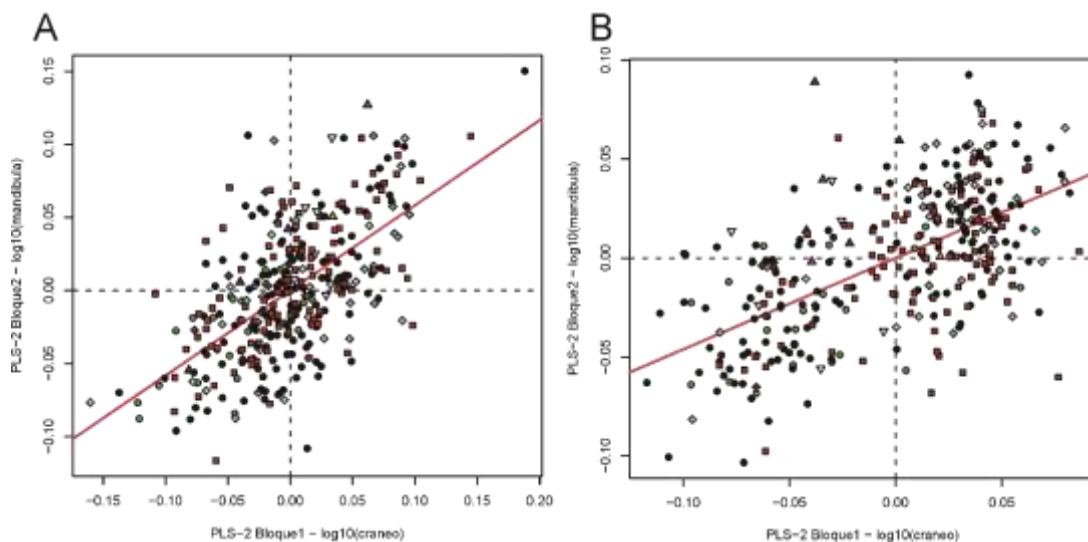
**Apéndice 2.7.** Figuras supplementarias de los análisis de integración intraespecífica

Gráficos de los análisis de Correlación de Procrustes PLSs con tamaño (CT) vs sin tamaño (ST) para los análisis de integración intraespecífica.



**Figura A2.7.1** Análisis de Correlación de Procrustes PLSs de integración intraespecífica. A, PLS1 CT vs. ST; B, PLS2 CT vs. ST. Referencias: trayectorias en color azul muestran el ajuste de correlación entre los especímenes comparados en ambos morfoespacios.

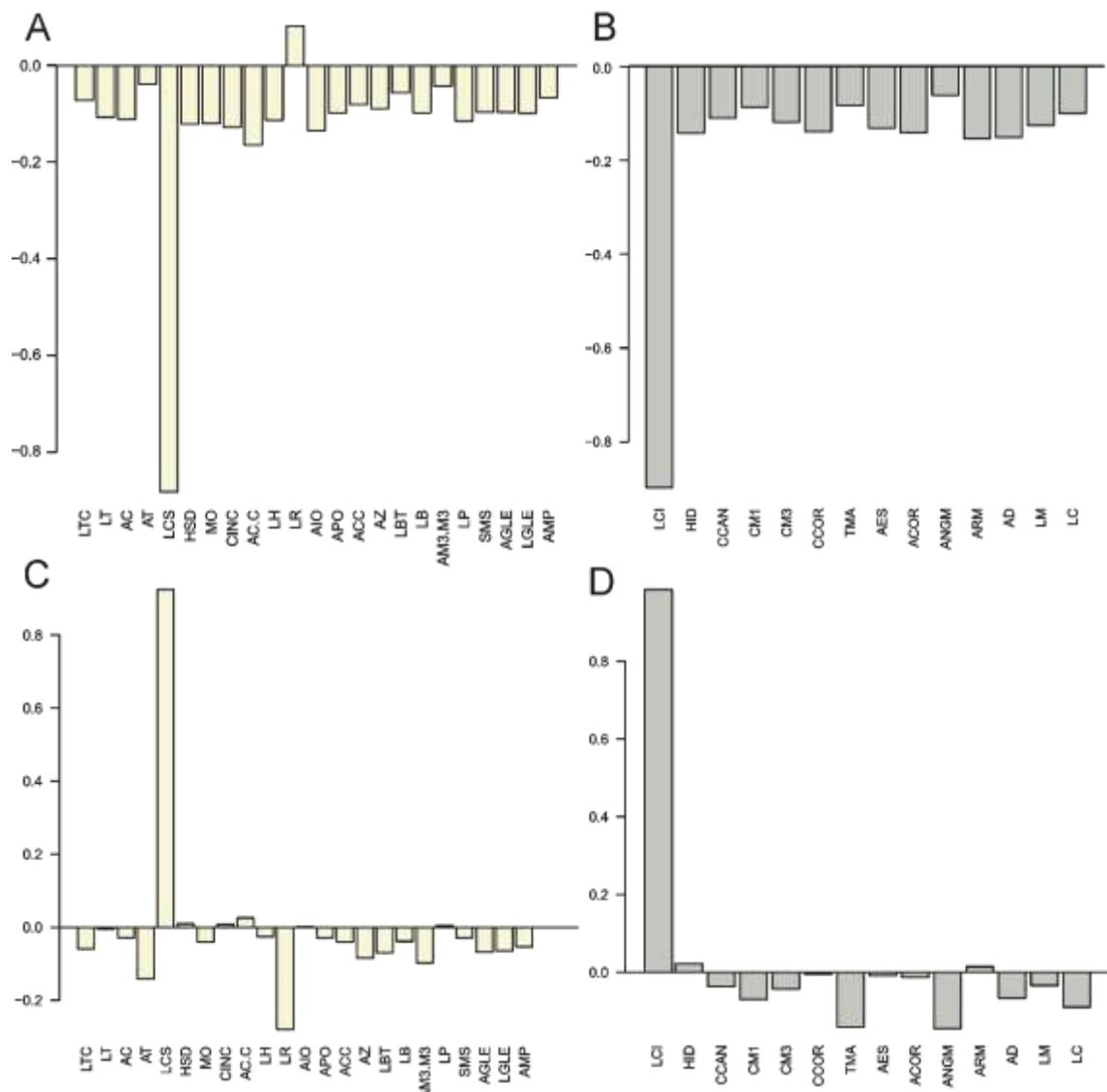
Gráficos de regresión para el PLS2 de integración intraespecífica de la morfología craneomandibular.



**Figura A.2.7.2** Morfoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS2) de medidas craneomandibulares. A, con tamaño, B, sin tamaño. Referencias: los especímenes de cada región están representados con los siguientes símbolos:

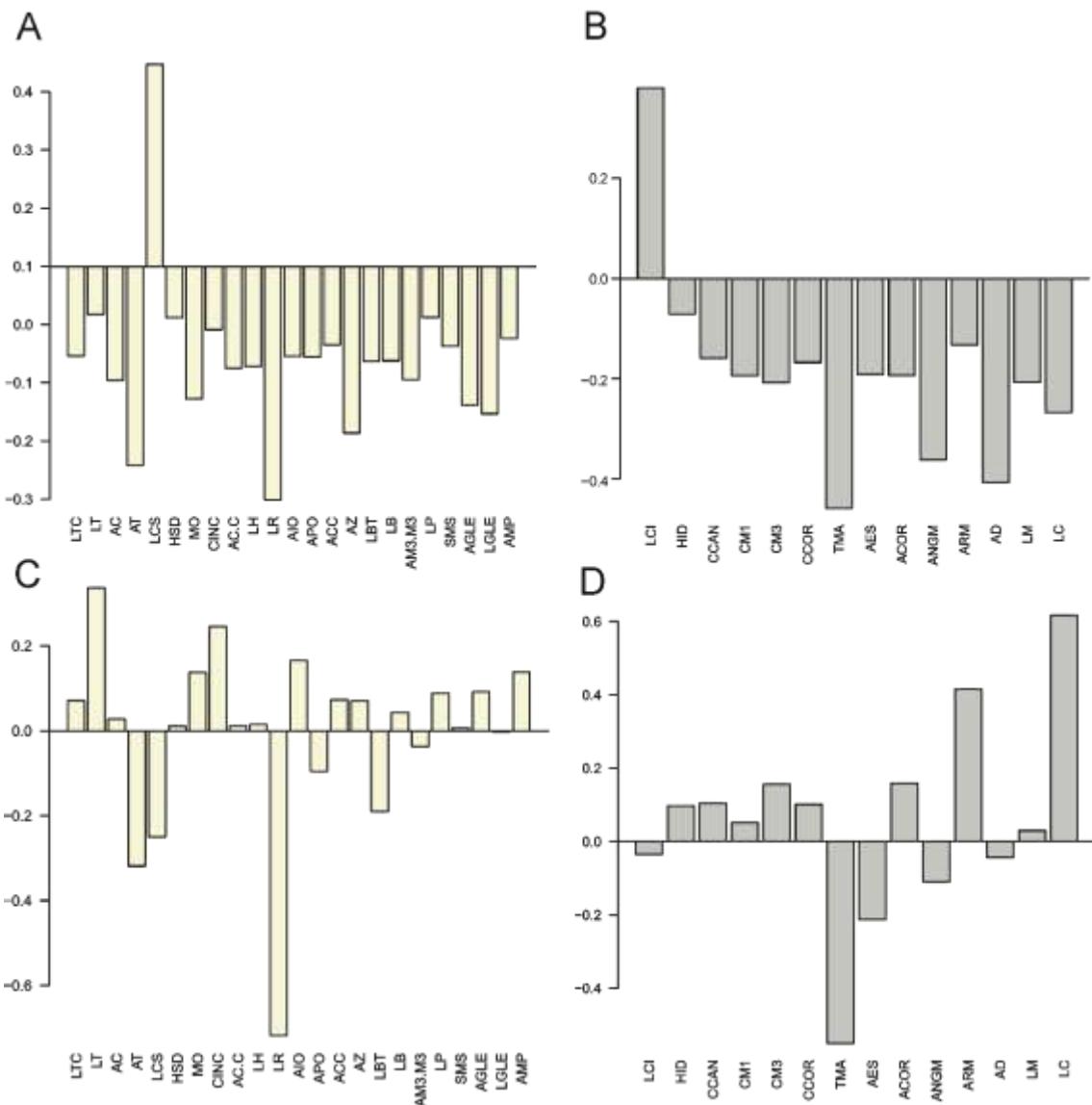
- Paranaense, ● Campos y Malezales, ● Deltas e Islas del Paraná, ▲ Bosque Costero Serra do Mar,
- ▲ Bosque Costero de Bahía, ▾ Bosque Interior de Bahía, ▽ Sin datos, ■ Yungas, ◇ Chaco Húmedo,
- ◆ Chaco Seco, ◆ Cerrado.

Resultados de cargas de variables medidas del PLS1 de integración intraespecífica de la morfología craneomandibular.



**Figura A2.7.3.** Coeficientes individuales de los vectores del PLS1 de integración intraespecífica entre variables craneomandibulares. Análisis con tamaño: A, bloque 1- variables craneales y B, bloque 2- variables mandibulares. Análisis sin tamaño: C, bloque 1- variables craneales y D, bloque 2- variables mandibulares. Referencias: para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4

Resultados de cargas de variables medidas de los PLS2 de integración intraespecífica de la morfología craneomandibular.



**Figura A2.7.4.** Coeficientes individuales de los vectores de los PLS2 de integración intraespecífica entre variables craneomandibulares. Análisis con tamaño: A. bloque 1- variables craneales y B. bloque 2- variables mandibulares. Análisis sin tamaño: C. bloque 1- variables craneales y D. bloque 2- variables mandibulares. Referencias: para abreviaturas de medidas ver Figura 2.

**Apéndice 2.8.** Tablas de los análisis de PLSs de integración intraespecífica**Tabla A2.8.1.** Resultados del Test de Student de la relación entre los ejes de los PLSs y el logaritmo (base 10) de la media Geométrica, bloque 1- cráneo y bloque 2- mandíbula.

	<b>Ejes</b>	<b>r</b>	<b>li-ic</b>	<b>ls-ic</b>	<b>t-valor</b>	<b>g.l.</b>	<b>p-valor</b>
<b>CT</b>	Bloque1 - PLS1	-0,70381	-0,75334	-0,64634	-18,3755	344	5E-53
	Bloque1 - PLS2	-0,5547	-0,62366	-0,47717	-12,3649	344	2,62E-29
	Bloque2 - PLS1	-0,76792	-0,80794	-0,72085	-22,2354	344	1,59E-68
	Bloque2 - PLS2	-0,60494	-0,66779	-0,53354	-14,0907	344	6,52E-36
<b>ST</b>	Bloque1 - PLS1	0,352731	0,256848	0,441737	6,991566	344	1,42E-11
	Bloque1 - PLS2	-0,12827	-0,23058	-0,02315	-2,39883	344	0,016979
	Bloque2 - PLS1	0,336821	0,239906	0,427089	6,63478	344	1,26E-10
	Bloque2 - PLS2	-0,05952	-0,16393	0,046204	-1,1059	344	0,269543

Referencias: CT, con tamaño, ST, sin tamaño, r, coeficiente de determinación, li-ic, límite inferior del intervalo de confianza, ls-ic, límite superior del intervalo de confianza, g.l., grados de libertad

**Tabla A2.8.2.** Cargas de variables para el análisis de integración intraespecífica para cráneo (bloque 1) y mandíbula (bloque 2).

Análisis de integración intraespecífica								
Variables	PLS1	PLS2	PLS3		PLS1	PLS2	PLS3	
Cráneo CT	LTC	-0,07	-0,15	-0,09		-0,06	0,07	-0,18
	LT	-0,11	-0,08	-0,35		0,00	0,34	-0,20
	AC	-0,11	-0,20	-0,06		-0,03	0,03	-0,12
	AT	-0,04	-0,34	0,28		-0,14	-0,32	0,05
	LCS	-0,88	0,34	0,28		0,92	-0,25	-0,20
	HSD	-0,12	-0,09	-0,02		0,01	0,01	-0,20
	MO	-0,12	-0,23	-0,17		-0,04	0,14	-0,10
	CINC	-0,13	-0,11	-0,27		0,01	0,25	-0,21
	AC-C	-0,16	-0,17	-0,05		0,03	0,01	-0,17
	LH	-0,11	-0,17	-0,04		-0,02	0,01	-0,23
	LR	0,08	-0,40	0,67		-0,28	-0,72	-0,20
	AIO	-0,13	-0,16	-0,20		0,00	0,17	-0,21
	APO	-0,10	-0,16	0,08		-0,03	-0,09	-0,17
	ACC	-0,08	-0,14	-0,09		-0,04	0,07	-0,15
	AZ	-0,09	-0,28	-0,12		-0,08	0,07	-0,13
	LBT	-0,05	-0,17	0,12		-0,08	-0,19	-0,53
	LB	-0,10	-0,16	-0,06		-0,04	0,04	-0,16
	AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	-0,04	-0,19	0,01		-0,10	-0,04	-0,15
	LP	-0,12	-0,08	-0,10		0,01	0,09	-0,19
Mandíbula CT	SMS	-0,10	-0,14	-0,02		-0,03	0,01	-0,13
	AGLE	-0,10	-0,23	-0,17		-0,07	0,09	-0,31
	LGLE	-0,10	-0,25	-0,04		-0,06	0,00	-0,04
	AMP	-0,07	-0,12	-0,16		-0,05	0,14	-0,25
	LCI	-0,90	0,38	0,11		0,97	-0,03	0,14
	HID	-0,14	-0,07	-0,05		0,02	0,10	-0,03
	CCAN	-0,11	-0,16	-0,07		-0,04	0,10	0,05
	CM <sub>1</sub>	-0,09	-0,19	-0,02		-0,07	0,05	0,11
	CM <sub>3</sub>	-0,12	-0,21	-0,13		-0,04	0,15	0,20
	CCOR	-0,14	-0,17	-0,08		0,00	0,10	0,16
	TMA	-0,09	-0,46	0,55		-0,13	-0,55	0,30
	AES	-0,13	-0,19	0,26		-0,01	-0,21	0,71
	ACOR	-0,14	-0,20	-0,14		-0,02	0,16	0,25

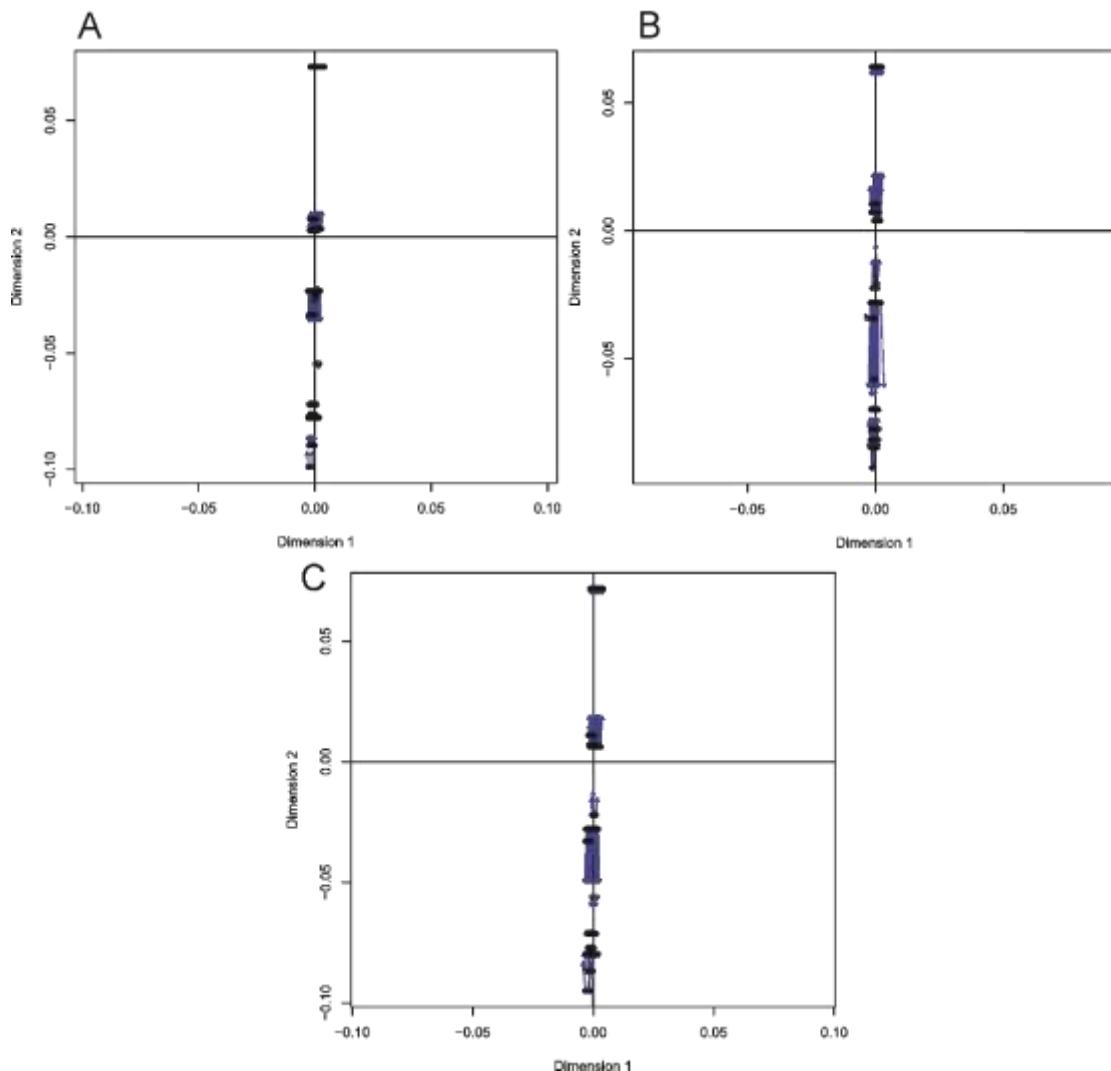
  

Análisis de integración intraespecífica								
Variables	PLS1	PLS2	PLS3		PLS1	PLS2	PLS3	
Mandíbula ST	Mandíbula ST							
	LCI	-0,90	0,38	0,11		0,97	-0,03	0,14
	HID	-0,14	-0,07	-0,05		0,02	0,10	-0,03
	CCAN	-0,11	-0,16	-0,07		-0,04	0,10	0,05
	CM <sub>1</sub>	-0,09	-0,19	-0,02		-0,07	0,05	0,11
	CM <sub>3</sub>	-0,12	-0,21	-0,13		-0,04	0,15	0,20
	CCOR	-0,14	-0,17	-0,08		0,00	0,10	0,16
	TMA	-0,09	-0,46	0,55		-0,13	-0,55	0,30
	AES	-0,13	-0,19	0,26		-0,01	-0,21	0,71
	ACOR	-0,14	-0,20	-0,14		-0,02	0,16	0,25
	ANGM	-0,06	-0,36	0,11		-0,14	-0,11	0,22
	ARM	-0,15	-0,13	-0,39		0,02	0,42	0,31
	AD	-0,15	-0,41	0,03		-0,07	-0,05	0,22

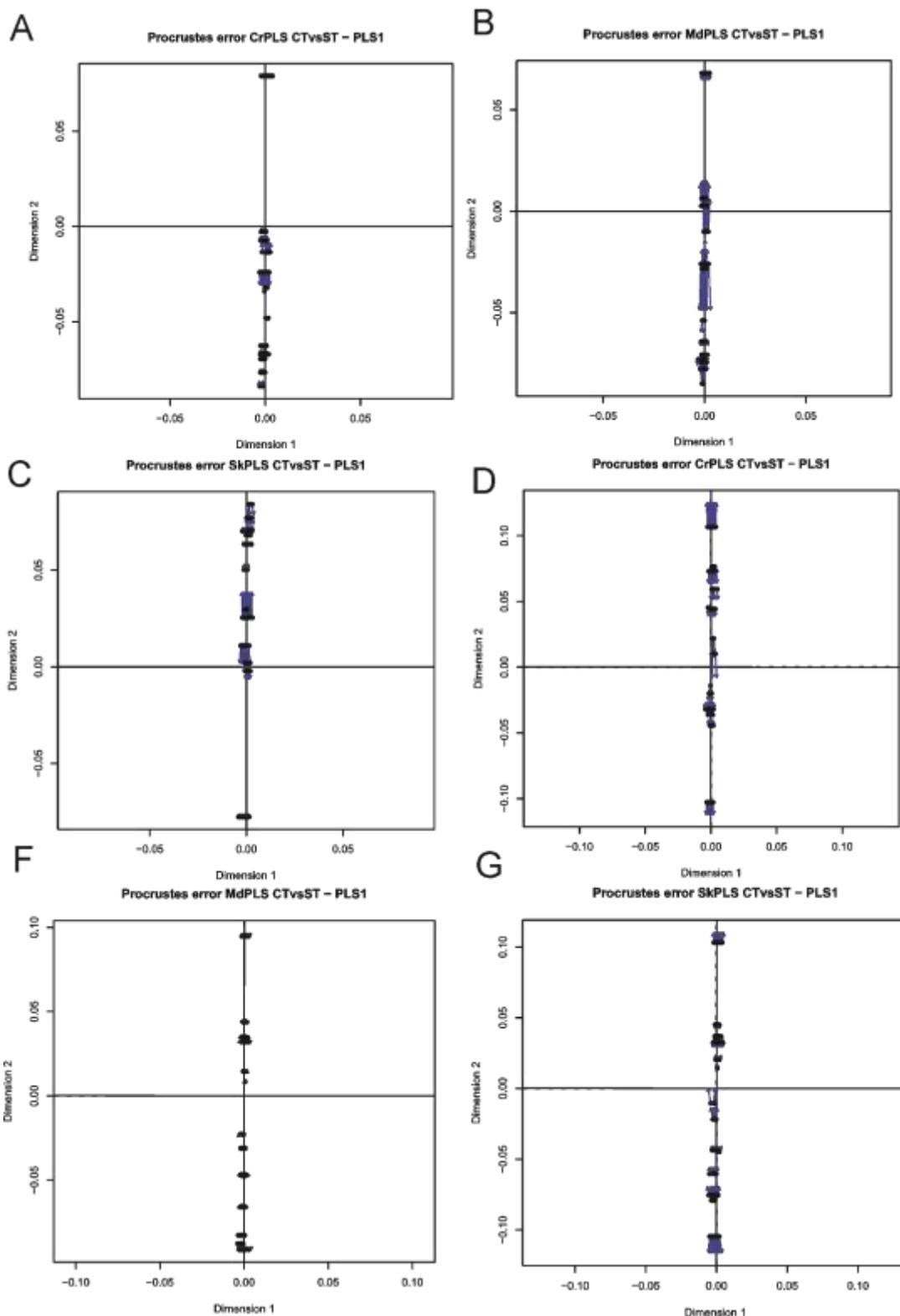
Referencias: CT, con tamaño y ST, sin tamaño. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4

**Apéndice 2.9.** Figuras supplementarias de los análisis de integración ecomorfológica

Gráficos de los análisis de Correlación de Procrustes PLSs con tamaño (CT) vs. sin tamaño (ST) para los análisis de integración ecomorfológica.

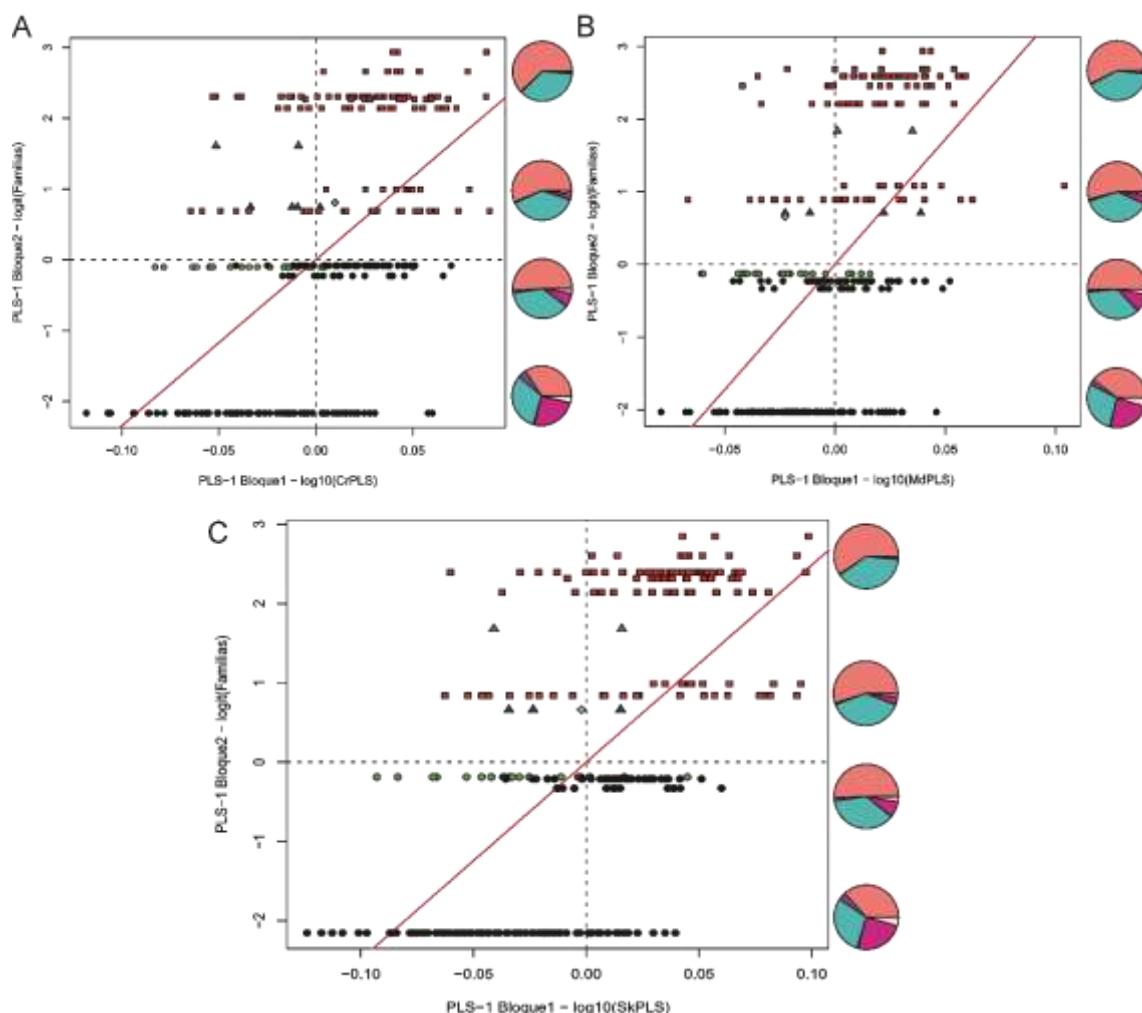


**Figura A2.9.1** Análisis de Correlación de Procrustes PLSs de integración ecomorfológica, categoría de familias. PLS1 CT vs. ST para: A, cráneo; B, mandíbula; C, cráneo y mandíbula en conjunto. Referencias: trayectorias en color azul muestran el ajuste de correlación entre los especímenes comparados en ambos morfoespacios.

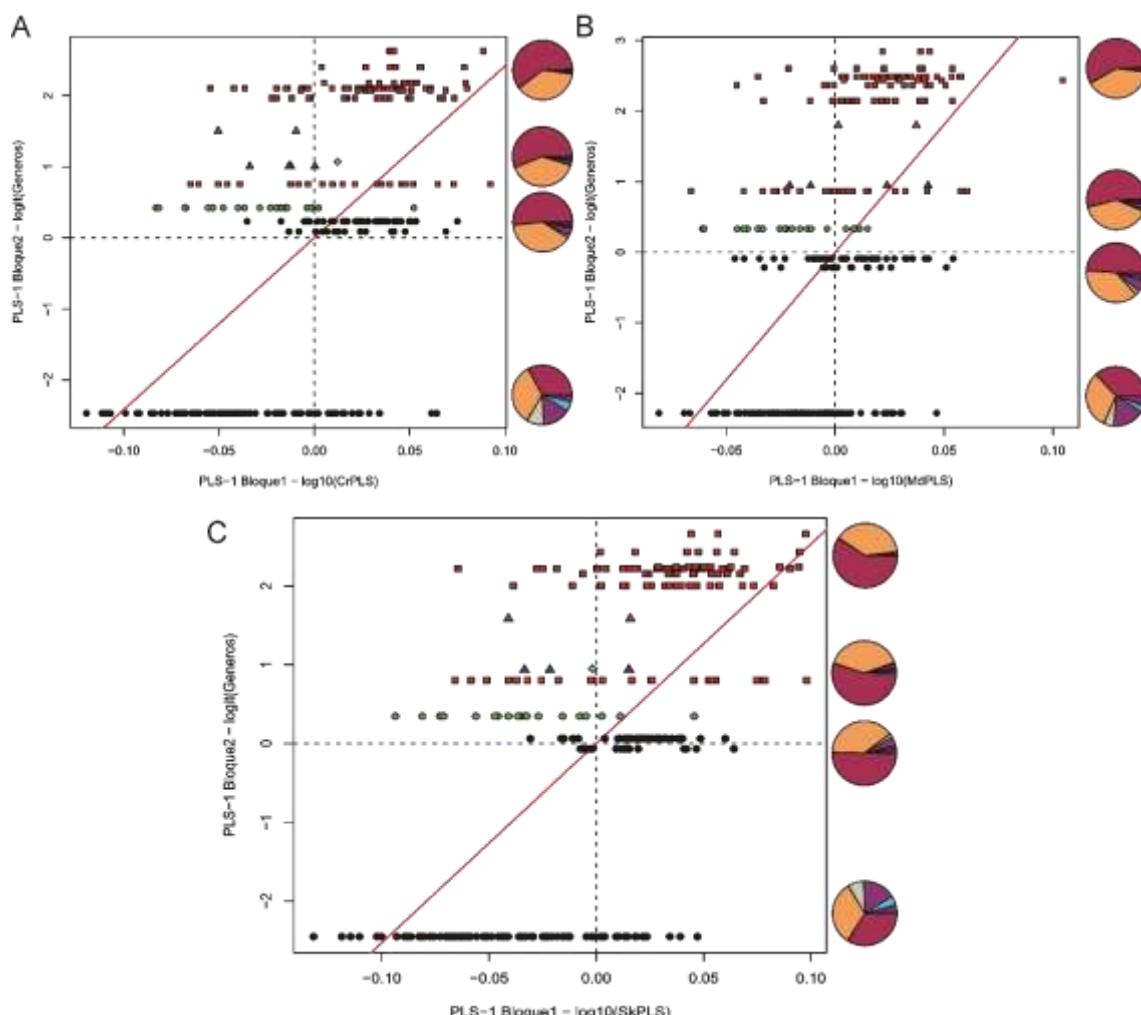


**Figura A2.9.2** Análisis de Correlación de Procrustes PLSs de integración ecomorfológica, categoría de géneros y frutos. A, PLS1 CT vs. ST para la categoría de géneros para cráneo; B, PLS1 CT vs. ST para la categoría de géneros para mandíbula; C, PLS1 CT vs. ST para la categoría de géneros para cráneo y mandíbula en conjunto; D, PLS1 CT vs. ST para la categoría de frutos para cráneo; E, PLS1 CT vs. ST para la categoría de frutos para mandíbula; F, PLS1 CT vs. ST para la categoría de frutos para cráneo y mandíbula en conjunto. Referencias: trayectorias en color azul muestran el ajuste de correlación entre los especímenes comparados en ambos morfoespacios.

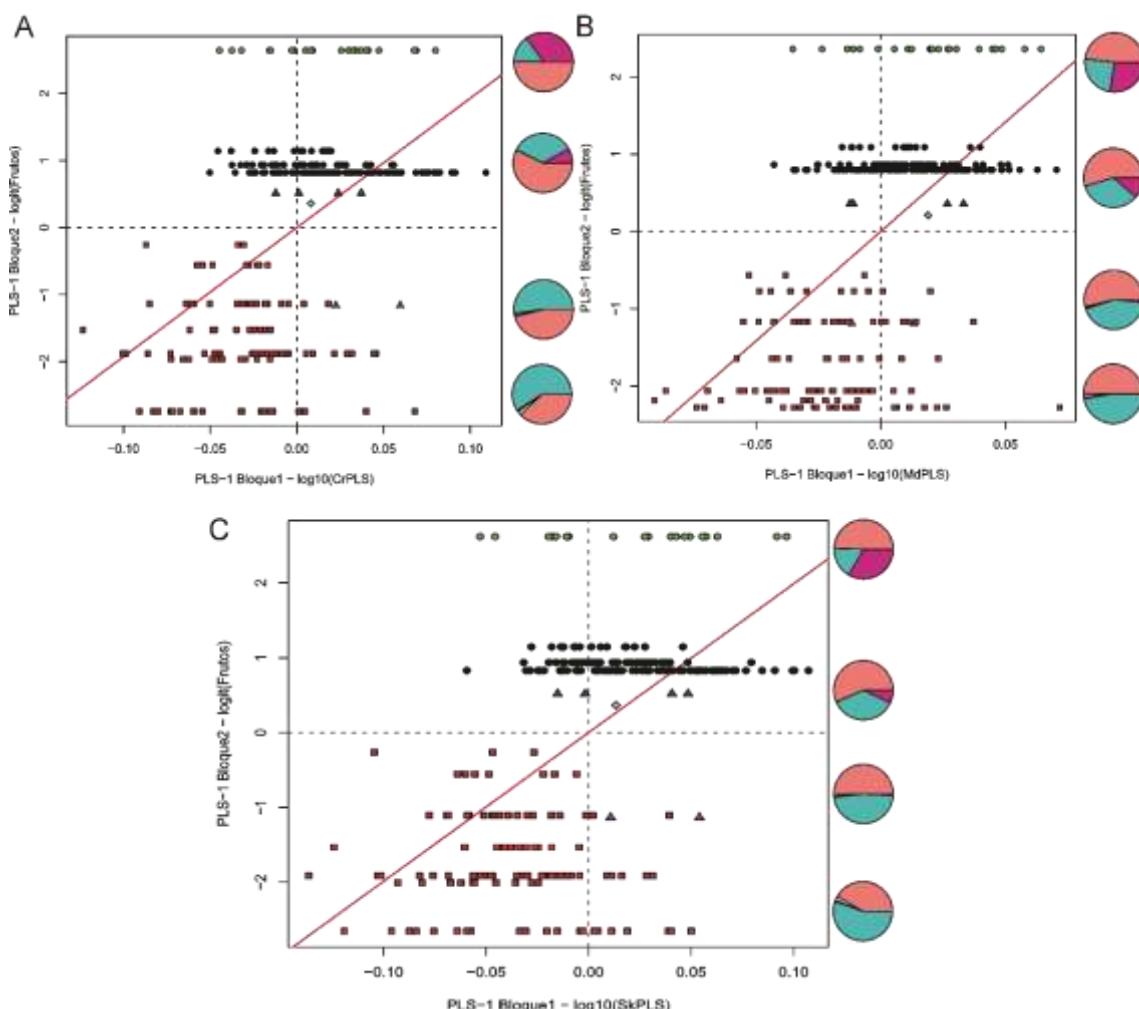
Gráficos de regresión para el PLS1 de integración ecomorfológica, sin tamaño, entre la morfología craneomandibular y dieta (en las 3 categorías analizadas: familia, género y tipo de fruto).



**Figura A2.9.3.** Mofoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica, sin tamaño, entre medidas craneales y mandibulares, tanto separadas como en conjunto, y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por familias, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares; C, craneomandibulares. Referencias: ● Paranaense, ○ Campos y Malezales, ▲ Bosque Costero Serra do Mar, ▲ Bosque Interior de Bahía, ■ Yungas, ◆ Cerrado. Los gráficos de torta representan las tendencias en la composición dietaria por familias, en colores: ■ Solanaceae, □ Piperaceae, ■ Moraceae, □ Cecropiaceae, ■ Sapotaceae.



**Figura A2.9.4.** Mofoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica, sin tamaño, entre medidas craneales y mandibulares, tanto separadas como en conjunto, y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por géneros, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares; C, craneomandibulares. Referencias: ● Paranaense, ○ Campos y Malezales, ▲ Bosque Costero Serra do Mar, △ Bosque Interior de Bahía, ■ Yungas, ◆ Cerrado. Los gráficos de torta representan las tendencias en la composición dietaria por géneros, en colores: ■ Solanum, □ Piper, □ Maclura, ■ Ficus, ■ Chrysophyllum, ■ Cecropia.



**Figura A2.9.5.** Mofoespacio representado por las dos primeras dimensiones del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS1) de integración ecomorfológica, sin tamaño, entre medidas craneales y mandibulares tanto separadas como en conjunto, y composición dietaria expresada como proporciones de ítems alimentarios por tipos de frutos, mostrando la distribución de los especímenes para cada región seleccionada con datos de dieta. A, craneales; B, mandibulares; C, craneomandibulares. Referencias: ● Paranaense, ○ Campos y Malezales, ▲ Bosque Costero Serra do Mar, ▲ Bosque Interior de Bahía, ■ Yungas, ◆ Cerrado. Los gráficos de torta representan las tendencias en la composición dietaria por frutos, en colores: ■ baya, □ espádice, ■ sicono, □ drupa.

**Apéndice 2.10.** Tablas de los análisis de PLSs de integración ecomorfológica**Tabla A2.10.1.** Cargas de variables para el análisis de integración ecomorfológica para la categoría de familias para cráneo y mandíbula (bloque 1).

Análisis de integración ecomorfológica							
Variables	PLS1	PLS2	PLS3	PLS1	PLS2	PLS3	
Cráneo CT	LTC	-0,12	-0,03	-0,07	0,14	-0,11	0,07
	LT	-0,22	0,16	0,09	0,25	0,08	0,24
	AC	0,14	0,19	-0,20	-0,11	0,14	-0,13
	AT	0,42	-0,09	-0,04	-0,40	-0,13	0,10
	LCS	0,15	0,69	-0,20	-0,10	0,66	-0,30
	HSD	-0,18	-0,09	-0,17	0,20	-0,19	-0,03
	MO	-0,15	0,11	0,00	0,18	0,04	0,13
	CINC	-0,07	0,16	0,09	0,09	0,10	0,22
	AC-C	0,02	0,08	-0,11	0,00	0,02	-0,01
	LH	-0,12	-0,08	-0,03	0,14	-0,16	0,14
	LR	0,37	-0,49	-0,51	-0,36	-0,57	-0,39
	AIO	-0,01	0,09	0,07	0,03	0,03	0,21
	APO	0,09	0,05	-0,25	-0,06	-0,02	-0,17
	ACC	0,03	0,10	-0,03	-0,01	0,04	0,09
	AZ	0,04	0,15	-0,11	-0,01	0,09	-0,01
	LBT	0,61	0,16	0,22	-0,59	0,15	0,32
	LB	-0,27	-0,05	-0,25	0,29	-0,15	-0,12
	AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	0,13	0,09	-0,20	-0,10	0,03	-0,12
	LP	-0,05	-0,03	0,06	0,07	-0,10	0,22
	SMS	-0,09	-0,10	-0,03	0,11	-0,18	0,14
Mandíbula CT	AGLE	-0,17	0,16	-0,58	0,20	0,07	-0,55
	LGLE	0,03	0,08	-0,11	0,00	0,02	0,01
	AMP	0,00	0,19	-0,10	0,03	0,13	-0,04
	LCI	0,17	0,74	-0,21	0,00	-0,71	-0,29
	HID	-0,31	-0,01	-0,19	0,37	0,15	-0,05
	CCAN	-0,23	-0,04	-0,13	0,29	0,17	0,02
	CM <sub>1</sub>	-0,24	-0,08	-0,24	0,30	0,21	-0,11
	CM <sub>3</sub>	-0,08	-0,01	0,01	0,14	0,10	0,17
	CCOR	0,23	0,25	-0,33	-0,14	-0,22	-0,26
	TMA	0,59	-0,37	-0,14	-0,59	0,33	-0,08
	AES	0,13	-0,16	-0,60	-0,09	0,22	-0,50
	ACOR	0,18	-0,01	0,51	-0,12	0,04	0,65
	ANGM	0,23	-0,12	-0,21	-0,18	0,15	-0,06
	ARM	-0,24	0,23	-0,11	0,34	-0,11	0,09
	AD	0,39	0,06	0,05	-0,33	-0,07	0,10
	LM	-0,06	-0,02	-0,13	0,12	0,11	-0,01
	LC	0,22	0,38	0,17	-0,11	-0,36	0,33
Mandíbula ST	LCI	0,17	0,74	-0,21	0,00	-0,71	-0,29
	HID	-0,31	-0,01	-0,19	0,37	0,15	-0,05
	CCAN	-0,23	-0,04	-0,13	0,29	0,17	0,02
	CM <sub>1</sub>	-0,24	-0,08	-0,24	0,30	0,21	-0,11
	CM <sub>3</sub>	-0,08	-0,01	0,01	0,14	0,10	0,17
	CCOR	0,23	0,25	-0,33	-0,14	-0,22	-0,26
	TMA	0,59	-0,37	-0,14	-0,59	0,33	-0,08
	AES	0,13	-0,16	-0,60	-0,09	0,22	-0,50
	ACOR	0,18	-0,01	0,51	-0,12	0,04	0,65
	ANGM	0,23	-0,12	-0,21	-0,18	0,15	-0,06
	ARM	-0,24	0,23	-0,11	0,34	-0,11	0,09
	AD	0,39	0,06	0,05	-0,33	-0,07	0,10
	LM	-0,06	-0,02	-0,13	0,12	0,11	-0,01
	LC	0,22	0,38	0,17	-0,11	-0,36	0,33

Referencias: CT, con tamaño y ST, sin tamaño. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4

**Tabla A2.10.2.** Cargas de variables para los PISs de integración ecomorfológica de familias para cráneo y mandíbula separados y en conjunto (bloque 2).

<b>Familia</b>	<b>PLS1 CT</b>			<b>PLS1 ST</b>		
	C	M	CyM	C	M	CyM
Araceae	<0	<0	<0	<0	<0	<0
Bromeliaceae	<0	<0	<0	<0	<-0	<-0
Cactaceae	<0	<0	<0	<0	<-0	<-0
Cannabaceae	-0,14	-0,25	-0,18	0,14	<0	<0
Cecropiaceae	0,24	0,36	0,30	-0,22	<-0	<-0
Curcurbitacea	<0	<0	<0	<0	<-0	<-0
Hypericaceae	0,02	-0,03	<0	-0,02	<0	<-0
Melastomataceae	<0	<0	<0	<0	<0	<-0
Moraceae	0,75	0,77	0,77	-0,74	<-0	<-0
Myrtaceae	0,08	0,06	0,07	-0,09	<-0	<-0
Passifloraceae	0,04	0,01	0,03	-0,04	<-0	<-0
Piperaceae	-0,09	-0,16	-0,13	0,05	<0	<0
Rosaceae	-0,06	-0,07	-0,06	0,06	<0	<0
Rubiaceae	-0,06	-0,07	-0,06	0,06	<0	<0
Sapotaceae	0,50	0,35	0,44	-0,51	<-0	<-0
Solanaceae	-0,29	-0,22	-0,25	0,32	<0	<0
Urticaceae	-0,02	-0,05	-0,03	0,02	<0	<0
Vitaceae	<0	<0	<0	<0	<0	<0

Referencias: CyM, cráneo y mandíbula; C, cráneo; M, mandíbula; CT, con tamaño; ST, sin tamaño.

**Tabla A2.10.3.** Cargas de variables para el análisis de integración ecomorfológica para la categoría de familias para cráneo y mandíbula en conjunto (bloque 1).

Variables	Análisis de integración ecomorfológica			PLS1	PLS2	PLS3	
	PLS1	PLS2	PLS3				
LTC	-0,10	-0,01	-0,06	Cráneo y mandíbula CT	0,13	0,08	-0,02
LT	-0,18	0,14	0,11		0,22	-0,07	-0,19
AC	0,13	0,14	-0,18		-0,09	-0,10	0,13
AT	0,34	-0,11	-0,08		-0,33	0,12	0,02
LCS	0,18	0,52	-0,14		-0,11	-0,51	0,20
HSD	-0,16	-0,06	-0,15		0,18	0,13	0,07
MO	-0,12	0,10	0,03		0,16	-0,04	-0,10
CINC	-0,04	0,13	0,11		0,08	-0,08	-0,16
AC-C	0,03	0,06	-0,09		0,01	-0,01	0,04
LH	-0,10	-0,05	-0,02		0,13	0,12	-0,06
LR	0,27	-0,41	-0,52		-0,27	0,45	0,49
AIO	0,00	0,07	0,08		0,03	-0,02	-0,14
APO	0,07	0,03	-0,24		-0,04	0,02	0,19
ACC	0,04	0,08	-0,02		0,00	-0,03	-0,04
AZ	0,04	0,12	-0,09		0,00	-0,07	0,04
LBT	0,52	0,06	0,16		-0,49	-0,09	-0,16
LB	-0,23	-0,01	-0,20		0,26	0,09	0,13
AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	0,11	0,06	-0,18		-0,08	-0,02	0,14
LP	-0,04	-0,03	0,05		0,07	0,08	-0,13
SMS	-0,08	-0,07	-0,03		0,10	0,13	-0,07
AGLE	-0,14	0,15	-0,48		0,18	-0,08	0,44
LGLE	0,02	0,06	-0,09		0,01	-0,01	0,03
AMP	0,01	0,15	-0,08		0,03	-0,10	0,06
LCI	0,08	0,46	-0,25		-0,01	-0,44	0,26
HID	-0,15	-0,04	-0,08		0,18	0,11	0,00
CCAN	-0,12	-0,04	-0,05		0,14	0,11	-0,04
CM <sub>1</sub>	-0,11	-0,07	-0,11		0,14	0,14	0,02
CM <sub>3</sub>	-0,04	0,00	0,03		0,07	0,05	-0,11
CCOR	0,13	0,17	-0,05		-0,09	-0,14	-0,02
TMA	0,33	-0,18	0,03		-0,32	0,20	-0,12
AES	0,08	-0,09	-0,11		-0,06	0,14	0,00
ACOR	0,10	0,02	0,24		-0,07	0,01	-0,29
ANGM	0,15	-0,07	0,09		-0,13	0,10	-0,20
ARM	-0,13	0,12	0,00		0,17	-0,05	-0,09
AD	0,23	0,06	0,02		-0,20	-0,04	-0,07
LM	-0,02	-0,02	-0,05		0,05	0,08	-0,03
LC	0,10	0,27	0,16		-0,05	-0,25	-0,22

Referencias: CT, con tamaño y ST, sin tamaño. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4

**Tabla A2.10.4.** Cargas de variables para el análisis de integración ecomorfológica para la categoría de géneros para cráneo y mandíbula (bloque 1).

Análisis de integración ecomorfológica								
Variables	PLS1	PLS2	PLS3		PLS1	PLS2	PLS3	
Cráneo CT	LTC	-0,12	-0,04	-0,07		0,13	-0,12	0,06
	LT	-0,24	0,15	0,09		0,26	0,07	0,22
	AC	0,10	0,21	-0,18		-0,08	0,15	-0,11
	AT	0,41	-0,03	-0,02		-0,40	-0,09	0,13
	LCS	0,10	0,66	-0,23		-0,07	0,62	-0,37
	HSD	-0,17	-0,12	-0,16		0,18	-0,21	-0,03
	MO	-0,17	0,12	-0,01		0,18	0,04	0,11
	CINC	-0,09	0,17	0,09		0,11	0,11	0,21
	AC-C	0,02	0,08	-0,11		0,00	0,01	-0,02
	LH	-0,12	-0,08	-0,02		0,13	-0,17	0,13
	LR	0,43	-0,47	-0,51		-0,42	-0,57	-0,38
	AIO	-0,02	0,10	0,08		0,04	0,04	0,20
	APO	0,08	0,05	-0,24		-0,06	-0,03	-0,16
	ACC	0,02	0,12	-0,03		0,00	0,05	0,08
	AZ	0,01	0,17	-0,10		0,01	0,10	0,00
	LBT	0,59	0,23	0,25		-0,57	0,21	0,34
	LB	-0,26	-0,08	-0,25		0,27	-0,18	-0,14
	AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	0,12	0,10	-0,19		-0,10	0,03	-0,11
	LP	-0,05	-0,03	0,07		0,06	-0,10	0,22
	SMS	-0,10	-0,09	-0,01		0,11	-0,18	0,16
	AGLE	-0,16	0,16	-0,57		0,19	0,06	-0,51
	LGLE	0,01	0,11	-0,09		0,01	0,03	0,04
	AMP	-0,01	0,17	-0,12		0,02	0,10	-0,09
Mandíbula CT	LCI	0,13	0,71	-0,06		0,01	-0,68	0,38
	HID	-0,31	-0,01	-0,21		0,36	0,17	0,07
	CCAN	-0,23	-0,03	-0,17		0,28	0,18	-0,02
	CM <sub>1</sub>	-0,24	-0,08	-0,25		0,28	0,23	0,14
	CM <sub>3</sub>	-0,08	0,01	-0,05		0,13	0,10	-0,17
	CCOR	0,20	0,29	-0,33		-0,11	-0,23	0,22
	TMA	0,60	-0,32	-0,20		-0,60	0,31	0,09
	AES	0,14	-0,12	-0,62		-0,11	0,21	0,46
	ACOR	0,19	0,00	0,44		-0,15	0,05	-0,58
	ANGM	0,20	-0,08	-0,26		-0,16	0,14	0,01
	ARM	-0,27	0,27	-0,21		0,36	-0,12	-0,14
	AD	0,39	0,09	0,02		-0,33	-0,08	-0,05
	LM	-0,08	-0,01	-0,15		0,12	0,12	0,01
	LC	0,19	0,45	0,02		-0,08	-0,40	-0,42

Referencias: CT, con tamaño y ST, sin tamaño. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4

**Tabla A10.5.** Cargas de variables para los PLSS de integración ecomorfológica de géneros y frutos para cráneo y mandíbula separados y en conjunto (bloque 2).

Género	PLS1 CT			PLS1 ST		
	C	M	CyM	C	M	CyM
<i>Aureliana</i>	<0	0,00	<0	<0	<0	<0
<i>Billbergia</i>	<0	0,00	<-0	<-0	<0	<0
<i>Cecropia</i>	<0	0,33	<-0	<-0	-0,26	-0,20
<i>Celtis</i>	<-0	-0,23	<0	<0	0,21	0,15
<i>Crhsophyllum</i>	<0	0,35	<-0	<-0	-0,40	-0,46
<i>Dyssochroma</i>	<-0	0,00	<0	<0	<0	<0
<i>Ficus</i>	<0	0,65	<-0	<-0	-0,59	-0,54
<i>Lepismium</i>	<-0	0,00	<-0	<0	<0	<0
<i>Maclura</i>	<0	0,45	<-0	<-0	-0,52	-0,58
<i>Micronia</i>	<0	0,00	<0	<-0	<0	<0
<i>Morus</i>	<-0	-0,07	<0	<0	0,07	0,06
<i>Passiflora</i>	<0	0,01	<-0	<-0	-0,01	-0,03
<i>Philodendron</i>	<-0	0,00	<0	<0	<0	<0
<i>Piper</i>	<-0	-0,12	<0	<0	0,05	0,05
<i>Psidium</i>	<0	0,06	<-0	<-0	-0,07	-0,08
<i>Psychotria</i>	<-0	-0,07	<0	<0	0,07	0,06
<i>Rhipsalis</i>	<0	0,00	<0	<-0	<0	<0
<i>Rubus</i>	<-0	-0,07	<0	<0	0,07	0,06
<i>Solanum</i>	<-0	-0,23	<0	<0	0,29	0,28
<i>Urera</i>	<-0	-0,05	<0	<0	0,04	0,03
<i>Vassobia</i>	<-0	-0,07	<0	<0	0,07	0,06
<i>Vismia</i>	<0	-0,03	<-0	<-0	0,02	-0,01
<i>Vitis</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<b>Fruto</b>						
baya	-0,09	-0,04	0,05	0,05	-0,01	0,04
drupa	0,27	-0,39	-0,32	-0,31	-0,39	-0,35
eterio	0,15	-0,18	-0,16	-0,16	-0,19	-0,16
espádice	0,34	-0,24	-0,32	-0,25	-0,22	-0,24
sicono	-0,88	0,87	0,88	0,90	0,87	0,89

Referencias: CyM, cráneo y mandíbula; C, cráneo; M, mandíbula; CT, con tamaño; ST, sin tamaño.

**Tabla A2.10.6.** Cargas de variables para el análisis de integración ecomorfológica para la categoría de géneros para cráneo y mandíbula en conjunto (bloque 1).

Variables	Análisis de integración ecomorfológica			PLS1	PLS2	PLS3	
	PLS1	PLS2	PLS3				
LTC	0,10	0,02	-0,05	Cráneo y mandíbula CT	0,12	-0,09	0,00
LT	0,20	-0,14	0,12		0,23	0,07	0,18
AC	-0,10	-0,16	-0,15		-0,07	0,11	-0,11
AT	-0,35	0,07	-0,05		-0,33	-0,10	0,00
LCS	-0,14	-0,49	-0,21		-0,09	0,48	-0,27
HSD	0,15	0,07	-0,13		0,17	-0,16	-0,07
MO	0,13	-0,11	0,03		0,16	0,04	0,08
CINC	0,06	-0,14	0,11		0,09	0,09	0,15
AC-C	-0,02	-0,06	-0,09		0,00	0,01	-0,06
LH	0,10	0,05	-0,01		0,12	-0,13	0,05
LR	-0,32	0,41	-0,53		-0,32	-0,46	-0,48
AIO	0,01	-0,08	0,08		0,03	0,02	0,12
APO	-0,07	-0,03	-0,22		-0,04	-0,03	-0,18
ACC	-0,02	-0,09	-0,01		0,00	0,03	0,03
AZ	-0,02	-0,13	-0,07		0,01	0,08	-0,03
LBT	-0,51	-0,12	0,17		-0,49	0,12	0,17
LB	0,22	0,03	-0,20		0,24	-0,12	-0,14
AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	-0,11	-0,07	-0,17		-0,08	0,02	-0,13
LP	0,04	0,02	0,07		0,06	-0,08	0,13
SMS	0,09	0,06	0,01		0,10	-0,14	0,08
AGLE	0,14	-0,15	-0,46		0,17	0,07	-0,40
LGLE	-0,01	-0,08	-0,06		0,02	0,02	0,00
AMP	0,00	-0,13	-0,11		0,03	0,08	-0,11
LCI	-0,04	-0,45	-0,26		0,01	0,42	-0,28
HID	0,15	0,05	-0,07		0,17	-0,13	-0,01
CCAN	0,12	0,05	-0,03		0,14	-0,12	0,03
CM <sub>1</sub>	0,11	0,08	-0,09		0,13	-0,15	-0,02
CM <sub>3</sub>	0,05	-0,01	0,05		0,07	-0,05	0,11
CCOR	-0,09	-0,20	-0,02		-0,06	0,16	0,04
TMA	-0,33	0,12	0,08		-0,32	-0,15	0,17
AES	-0,08	0,06	-0,07		-0,06	-0,12	0,03
ACOR	-0,10	-0,03	0,23		-0,08	-0,01	0,25
ANGM	-0,14	0,03	0,13		-0,12	-0,08	0,21
ARM	0,16	-0,13	0,03		0,19	0,05	0,10
AD	-0,22	-0,09	0,04		-0,19	0,06	0,08
LM	0,03	0,02	-0,02		0,05	-0,08	0,04
LC	-0,06	-0,31	0,19		-0,03	0,28	0,23

Referencias: CT, con tamaño y ST, sin tamaño. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4

**Tabla A2.10.7.** Cargas de variables para el análisis de integración ecomorfológica para la categoría de frutos para cráneo y mandíbula (bloque 1).

Análisis de integración ecomorfológica							
Variables	PLS1	PLS2	PLS3	Variables	PLS1	PLS2	
Cráneo CT	LTC	0,10	0,05	0,10	-0,19	-0,04	-0,05
	LT	0,12	0,10	-0,07	-0,21	0,01	-0,24
	AC	-0,27	0,11	0,13	0,20	0,09	0,11
	AT	-0,36	-0,31	0,15	0,32	-0,34	0,06
	LCS	-0,45	0,63	-0,29	0,36	0,68	-0,20
	HSD	0,17	0,10	0,18	-0,27	-0,01	0,04
	MO	0,06	0,09	0,01	-0,15	0,01	-0,13
	CINC	-0,02	0,04	-0,08	-0,06	-0,02	-0,23
	AC-C	-0,08	0,09	0,05	0,00	0,03	-0,05
	LH	0,13	-0,01	0,09	-0,22	-0,11	-0,08
	LR	-0,14	-0,18	0,61	0,07	-0,26	0,57
	AIO	-0,03	-0,02	-0,04	-0,04	-0,08	-0,19
	APO	-0,15	0,11	0,19	0,07	0,06	0,15
	ACC	-0,10	0,02	0,02	0,03	-0,03	-0,09
	AZ	-0,14	0,09	0,11	0,06	0,04	0,04
	LBT	-0,57	-0,35	-0,11	0,55	-0,32	-0,20
	LB	0,22	0,22	0,23	-0,33	0,11	0,11
	AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	-0,20	0,07	0,15	0,13	0,03	0,10
	LP	0,05	-0,08	0,01	-0,12	-0,16	-0,17
	SMS	0,10	-0,07	0,14	-0,18	-0,17	-0,03
	AGLE	-0,07	0,40	0,50	-0,04	0,33	0,55
	LGLE	-0,11	0,01	0,16	0,04	-0,05	0,08
	AMP	-0,08	0,24	-0,06	-0,01	0,20	-0,14
Mandíbula CT	LCI	0,35	0,79	0,05	0,27	0,80	0,00
	HID	-0,25	0,05	0,22	-0,40	0,06	-0,09
	CCAN	-0,19	-0,04	0,14	-0,33	-0,02	-0,02
	CM <sub>1</sub>	-0,19	-0,01	0,25	-0,34	0,00	-0,12
	CM <sub>3</sub>	-0,06	-0,09	-0,03	-0,19	-0,08	0,14
	CCOR	0,34	0,16	0,26	0,25	0,16	-0,24
	TMA	0,50	-0,45	0,09	0,42	-0,45	-0,06
	AES	0,22	-0,15	0,66	0,11	-0,14	-0,65
	ACOR	0,09	-0,19	-0,48	-0,03	-0,18	0,56
	ANGM	0,21	-0,24	0,17	0,10	-0,23	-0,13
	ARM	-0,11	0,10	0,08	-0,24	0,11	0,03
	AD	0,39	-0,05	-0,18	0,31	-0,05	0,25
	LM	-0,04	-0,03	0,07	-0,17	-0,02	0,05
	LC	0,33	0,04	-0,24	0,25	0,04	0,27
Mandíbula ST	LCI	0,35	0,79	0,05	0,27	0,80	0,00
	HID	-0,25	0,05	0,22	-0,40	0,06	-0,09
	CCAN	-0,19	-0,04	0,14	-0,33	-0,02	-0,02
	CM <sub>1</sub>	-0,19	-0,01	0,25	-0,34	0,00	-0,12
	CM <sub>3</sub>	-0,06	-0,09	-0,03	-0,19	-0,08	0,14
	CCOR	0,34	0,16	0,26	0,25	0,16	-0,24
	TMA	0,50	-0,45	0,09	0,42	-0,45	-0,06
	AES	0,22	-0,15	0,66	0,11	-0,14	-0,65
	ACOR	0,09	-0,19	-0,48	-0,03	-0,18	0,56
	ANGM	0,21	-0,24	0,17	0,10	-0,23	-0,13
	ARM	-0,11	0,10	0,08	-0,24	0,11	0,03
	AD	0,39	-0,05	-0,18	0,31	-0,05	0,25
	LM	-0,04	-0,03	0,07	-0,17	-0,02	0,05
	LC	0,33	0,04	-0,24	0,25	0,04	0,27

Referencias: CT, con tamaño y ST, sin tamaño. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4

**Tabla A2.10.8.** Cargas de variables para el análisis de integración ecomorfológica para la categoría de frutos cráneo y mandíbula en conjunto (bloque 1).

Variables	Análisis de integración ecomorfológica						
	PLS1	PLS2	PLS3	PLS1	PLS2	PLS3	
LTC	-0,08	-0,03	-0,09	Cráneo y mandíbula CT	-0,16	0,00	0,03
LT	-0,10	-0,07	0,06		-0,18	0,03	0,20
AC	0,21	-0,10	-0,15		0,15	0,09	-0,13
AT	0,29	0,21	-0,13		0,25	-0,21	-0,11
LCS	0,34	-0,49	0,20		0,28	0,51	0,21
HSD	-0,14	-0,06	-0,17		-0,23	0,02	-0,05
MO	-0,05	-0,06	-0,02		-0,13	0,03	0,10
CINC	0,01	-0,04	0,08		-0,06	0,01	0,19
AC-C	0,06	-0,07	-0,06		-0,01	0,05	0,02
LH	-0,10	0,02	-0,08		-0,18	-0,05	0,05
LR	0,11	0,13	-0,55		0,05	-0,15	-0,55
AIO	0,02	0,01	0,04		-0,04	-0,03	0,15
APO	0,11	-0,09	-0,20		0,04	0,07	-0,16
ACC	0,08	-0,02	-0,03		0,02	0,00	0,06
AZ	0,11	-0,07	-0,11		0,04	0,06	-0,06
LBT	0,45	0,21	0,12		0,43	-0,19	0,13
LB	-0,18	-0,15	-0,21		-0,27	0,10	-0,10
AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	0,16	-0,06	-0,15		0,09	0,05	-0,11
LP	-0,04	0,06	-0,01		-0,11	-0,09	0,12
SMS	-0,07	0,06	-0,12		-0,15	-0,10	0,00
AGLE	0,04	-0,30	-0,48		-0,05	0,28	-0,48
LGLE	0,08	-0,01	-0,15		0,02	0,00	-0,10
AMP	0,05	-0,19	0,03		-0,02	0,17	0,12
LCI	0,28	-0,46	-0,01		0,22	0,46	-0,02
HID	-0,14	-0,04	-0,12		-0,22	0,00	0,00
CCAN	-0,10	0,00	-0,11		-0,19	-0,04	0,01
CM <sub>1</sub>	-0,11	0,00	-0,17		-0,19	-0,04	-0,06
CM <sub>3</sub>	-0,02	0,05	-0,06		-0,10	-0,08	0,05
CCOR	0,23	-0,04	-0,03		0,18	0,04	0,01
TMA	0,27	0,36	-0,14		0,23	-0,37	-0,09
AES	0,12	0,15	-0,12		0,07	-0,16	-0,04
ACOR	0,06	0,13	0,17		0,00	-0,15	0,30
ANGM	0,12	0,21	-0,01		0,07	-0,23	0,08
ARM	-0,05	-0,07	-0,07		-0,12	0,04	0,04
AD	0,24	0,10	-0,06		0,19	-0,11	-0,02
LM	-0,01	0,02	-0,12		-0,09	-0,05	-0,02
LC	0,22	-0,02	0,15		0,17	0,02	0,22

Referencias: CT, con tamaño y ST, sin tamaño. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4

## CAPÍTULO 3: Estrategias de vuelo en un ensamble de molósidos

### Apéndice 3.1. Especímenes colectados

Especímenes colectados en el Campus Universitario Deodoro Roca, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes Capital, Argentina. Número total de especímenes (n=) por especie, acrónimo de campo (AMA) seguido del número de ejemplar y sexo.

*Cynomops planirostris* (n= 2) AMA: 226 ♀; 227 ♂

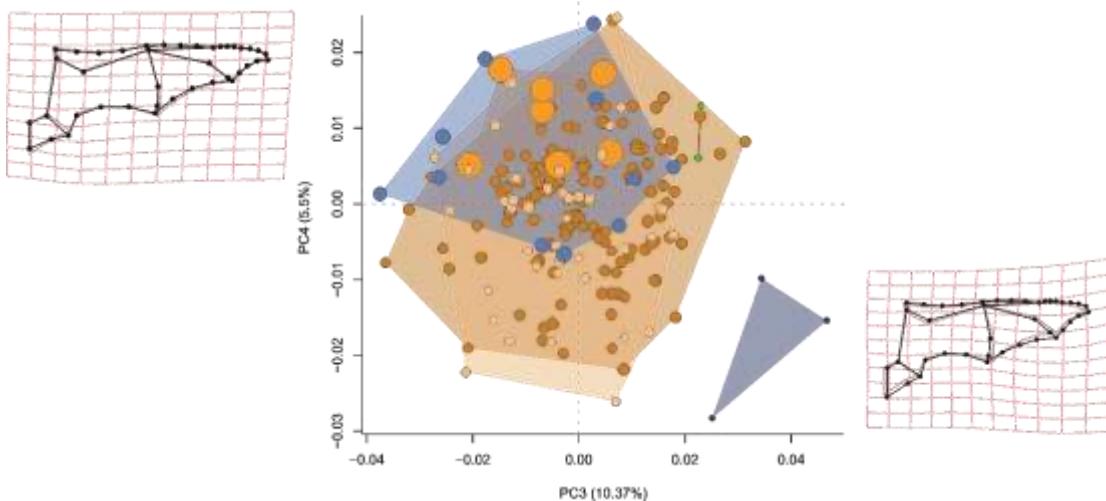
*Eumops patagonicus* (n= 135) AMA: 14, 17, 18, 23, 26, 34, 37, 42, 44, 53, 57, 59, 62, 70, 71, 73, 76, 78, 79, 80, 83, 84, 87, 88, 93, 94, 95, 100, 101, 102, 105, 113, 118, 122, 125, 127, 134, 135, 136, 137, 139, 147, 149, 157, 162, 163, 164, 166, 169, 172, 175, 176, 179, 180, 183, 186, 187, 188, 192, 193, 195, 196, 198, 199, 200, 202, 204, 206, 209, 210, 212, 215, 216, 231 ♀; 8, 9, 22, 24, 27, 28, 36, 43, 45, 56, 58, 60, 64, 68, 85, 86, 91, 92, 97, 98, 99, 103, 115, 119, 123, 124, 126, 132, 133, 140, 141, 144, 146, 152, 156, 158, 159, 160, 161, 165, 167, 168, 171, 173, 174, 177, 178, 181, 182, 184, 189, 190, 197, 200, 201, 203, 205, 207, 208, 211, 213, 217, 218 ♂

*Eumops perotis* (n= 9) AMA: 220, 222, 232, 233 ♀; 219, 221, 223, 224, 225 ♂

*Molossops temminckii* (n= 3) AMA: 16, 138, 228 ♂

*Molossus molossus* (n= 45) AMA: 4, 5, 6, 10, 11, 13, 15, 25, 52, 54, 61, 65, 66, 67, 74, 75, 77, 81, 89, 90, 104, 112, 116, 128, 129, 143, 145, 148, 151 ♀; 55, 63, 69, 96, 106, 117, 120, 121, 130, 131, 142, 150, 155, 191 ♂

*Molossus fluminensis* (n= 12) AMA: 30, 32, 230 ♀; 21, 33, 72, 82, 107, 114, 153, 154, 229 ♂

**Apéndice 3.2.** Figuras suplementarias de los análisis de PCA

**Figura A3.2.1.** Análisis de componentes principales (PCA) para las seis especies de murciélagos molósidos. Diagrama de dispersión de los scores a lo largo de los dos primeros componentes principales (PC3 y PC4). Referencias: el tamaño de los puntos hace referencia al tamaño del centroide y en colores se distinguen cada especie: ● *Cynomops planirostris*, ● *Eumops patagonicus*, ● *Eumops perotis*, ● *Molossus fluminensis*, ● *Molossus molossus*, ● *Molossops temminckii*. Grilla de deformación exagerada tres veces: margen izquierdo superior, extremo positivo del PC2; margen derecho inferior, extremo positivo del PC4; en color gris el promedio general de la forma.

**Apéndice 3.3.** Tablas de análisis estadísticos realizados sobre los parámetros aerodinámicos.**Tabla 3.3.1.** Resultados de prueba de normalidad Shapiro-Wilk para las de las variables utilizadas para los índices aerodinámicos.

índice	Shapiro	p-value
CAa	0,8945	0,0000
CAu	0,8921	0,0000
AI	0,9824	0,0975
Aca	0,9567	0,0042
Acu	0,9675	0,0225
Ip	0,9583	0,0064

Referencias: CAa, carga alar sin considerar el uropatagio, CAu, carga alar considerando el uropatagio, AI, alargamiento lineal, Aca, alargamiento cuadrático de la superficie alar, Acu=, alargamiento cuadrático, Ip, índice de punta de ala.

**Tabla 3.3.2.** Comparaciones resultantes del Resultados de Test de Kruskal-Wallis para el índice de carga alar sin considerar el uropatagio.

Especies	Diferencia	p-valor	li-ic	ls-ic
Cypa - Eupa	45,23	<b>0</b>	26,66	63,80
Cypa - Eupe	0,79	0,9391	-19,66	21,23
Cypa - Momo	21,46	<b>0,0248</b>	2,80	40,13
Cypa - Moru	-6,50	0,5455	-27,83	14,83
Cypa - Mpte	65,17	<b>0</b>	41,89	88,44
Eupa - Eupe	-44,44	<b>0</b>	-55,05	-33,83
Eupa - Momo	-23,76	<b>0</b>	-30,31	-17,21
Eupa - Moru	-51,73	<b>0</b>	-63,96	-39,49
Eupa - Mpte	19,94	<b>0,0118</b>	4,56	35,32
Eupe - Momo	20,68	<b>0,0003</b>	9,90	31,45
Eupe - Moru	-7,29	0,3339	-22,22	7,64
Eupe - Mpte	64,38	<b>0</b>	46,79	81,98
Momo - Moru	-27,96	<b>0</b>	-40,34	-15,58
Momo - Mpte	43,70	<b>0</b>	28,21	59,19
Moru - Mpte	71,67	<b>0</b>	53,05	90,29

Referencias: Cypa, *Cynomops planirostris*, Eupa, *Eumops patagonicus*, Eupe, *Eumops perotis*, Moru, *Molossus fluminensis*, Momo, *Molossus molossus*, Mpte, *Molossops temminckii*, li-ic, límite inferior del intervalo de confianza, ls-ic, límite superior del intervalo de confianza.

**Tabla 3.3.3.** Comparaciones resultantes del Resultados de Test de Kruskal-Wallis para el índice de carga alar considerando el uropatagio.

<b>Especies</b>	<b>Diferencia</b>	<b>p-valor</b>	<b>li-ic</b>	<b>ls-ic</b>
Cypa - Eupa	44,83	<b>0</b>	25,78	63,89
Cypa - Eupe	0,36	0,973	-20,62	21,33
Cypa - Momo	22,04	<b>0,0247</b>	2,89	41,18
Cypa - Moru	-6,30	0,5679	-28,19	15,59
Cypa - Mpte	64,83	<b>0</b>	40,95	88,72
Eupa - Eupe	-44,48	<b>0</b>	-55,36	-33,59
Eupa - Momo	-22,80	<b>0</b>	-29,52	-16,08
Eupa - Moru	-51,13	<b>0</b>	-63,69	-38,58
Eupa - Mpte	20,00	<b>0,0137</b>	4,22	35,78
Eupe - Momo	21,68	<b>0,0002</b>	10,62	32,73
Eupe - Moru	-6,66	0,3892	-21,98	8,66
Eupe - Mpte	64,48	<b>0</b>	46,42	82,53
Momo - Moru	-28,34	<b>0</b>	-41,04	-15,63
Momo - Mpte	42,80	<b>0</b>	26,90	58,69
Moru - Mpte	71,13	<b>0</b>	52,03	90,24

Referencias: Cypa, *Cynomops planirostris*, Eupa, *Eumops patagonicus*, Eupe, *Eumops perotis*, Moru, *Molossus fluminensis*, Momo, *Molossus molossus*, Mpte, *Molossops temminckii*, li-ic, límite inferior del intervalo de confianza, ls-ic, límite superior del intervalo de confianza.

**Tabla 3.3.4.** Comparaciones resultantes del Resultados de Test de Kruskal-Wallis para el índice de alargamiento lineal.

<b>Especies</b>	<b>Diferencia</b>	<b>p-valor</b>	<b>li-ic</b>	<b>ls-ic</b>
Cypa - Eupa	-27,03	0,2852	-76,88	22,82
Cypa - Eupe	-29,57	0,2958	-85,33	26,18
Cypa - Momo	-4,81	0,8512	-55,50	45,87
Cypa - Moru	-38,73	0,1541	-92,18	14,73
Cypa - Mpte	22,00	0,494	-41,48	85,48
Eupa - Eupe	-2,54	0,8552	-30,08	24,99
Eupa - Momo	22,22	<b>0,0035</b>	7,44	36,99
Eupa - Moru	-11,70	0,3056	-34,21	10,81
Eupa - Mpte	49,03	<b>0,0194</b>	8,05	90,00
Eupe - Momo	24,76	0,0937	-4,26	53,78
Eupe - Moru	-9,16	0,5908	-42,78	24,47
Eupe - Mpte	51,57	<b>0,0354</b>	3,58	99,56
Momo - Moru	-33,91	<b>0,0066</b>	-58,22	-9,61
Momo - Mpte	26,81	0,2086	-15,18	68,80
Moru - Mpte	60,73	<b>0,009</b>	15,43	106,02

Referencias: Cypa, *Cynomops planirostris*, Eupa, *Eumops patagonicus*, Eupe, *Eumops perotis*, Moru, *Molossus fluminensis*, Momo, *Molossus molossus*, Mpte, *Molossops temminckii*, li-ic, límite inferior del intervalo de confianza, ls-ic, límite superior del intervalo de confianza.

**Tabla 3.3.5.** Comparaciones resultantes del Resultados de Test de Kruskal-Wallis para el índice de alargamiento cuadrático de la superficie alar.

<b>Especies</b>	<b>Diferencia</b>	<b>p-valor</b>	<b>li-ic</b>	<b>ls-ic</b>
Cypa - Eupa	45,23	<b>0</b>	26,66	63,80
Cypa - Eupe	0,79	0,9391	-19,66	21,23
Cypa - Momo	21,46	<b>0,0248</b>	2,80	40,13
Cypa - Moru	-6,50	0,5455	-27,83	14,83
Cypa - Mpte	65,17	<b>0</b>	41,89	88,44
Eupa - Eupe	-44,44	<b>0</b>	-55,05	-33,83
Eupa - Momo	-23,76	<b>0</b>	-30,31	-17,21
Eupa - Moru	-51,73	<b>0</b>	-63,96	-39,49
Eupa - Mpte	19,94	<b>0,0118</b>	4,56	35,32
Eupe - Momo	20,68	<b>0,0003</b>	9,90	31,45
Eupe - Moru	-7,29	0,3339	-22,22	7,64
Eupe - Mpte	64,38	<b>0</b>	46,79	81,98
Momo - Moru	-27,96	<b>0</b>	-40,34	-15,58
Momo - Mpte	43,70	<b>0</b>	28,21	59,19
Moru - Mpte	71,67	<b>0</b>	53,05	90,29

Referencias: Cypa, *Cynomops planirostris*, Eupa, *Eumops patagonicus*, Eupe, *Eumops perotis*, Moru, *Molossus fluminensis*, Momo, *Molossus molossus*, Mpte, *Molossops temminckii*, li-ic, límite inferior del intervalo de confianza, ls-ic, límite superior del intervalo de confianza.

**Tabla 3.3.6.** Comparaciones resultantes del Resultados de Test de Kruskal-Wallis para el índice de alargamiento cuadrático.

<b>Especies</b>	<b>Diferencia</b>	<b>p-valor</b>	<b>li-ic</b>	<b>ls-ic</b>
Cypa - Eupa	44,83	<b>0</b>	25,78	63,89
Cypa - Eupe	0,36	0,973	-20,62	21,33
Cypa - Momo	22,04	<b>0,0247</b>	2,89	41,18
Cypa - Moru	-6,30	0,5679	-28,19	15,59
Cypa - Mpte	64,83	<b>0</b>	40,95	88,72
Eupa - Eupe	-44,48	<b>0</b>	-55,36	-33,59
Eupa - Momo	-22,80	<b>0</b>	-29,52	-16,08
Eupa - Moru	-51,13	<b>0</b>	-63,69	-38,58
Eupa - Mpte	20,00	<b>0,0137</b>	4,22	35,78
Eupe - Momo	21,68	<b>0,0002</b>	10,62	32,73
Eupe - Moru	-6,66	0,3892	-21,98	8,66
Eupe - Mpte	64,48	<b>0</b>	46,42	82,53
Momo - Moru	-28,34	<b>0</b>	-41,04	-15,63
Momo - Mpte	42,80	<b>0</b>	26,90	58,69
Moru - Mpte	71,13	<b>0</b>	52,03	90,24

Referencias: Cypa, *Cynomops planirostris*, Eupa, *Eumops patagonicus*, Eupe, *Eumops perotis*, Moru, *Molossus fluminensis*, Momo, *Molossus molossus*, Mpte, *Molossops temminckii*, li-ic, límite inferior del intervalo de confianza, ls-ic, límite superior del intervalo de confianza.

**Tabla 3.3.7.** Comparaciones resultantes del Resultados de Test de Kruskal-Wallis para el índice de punta alar.

<b>Especies</b>	<b>Diferencia</b>	<b>p-valor</b>	<b>li-ic</b>	<b>ls-ic</b>
Cypa - Eupa	-17,56	0,2002	-44,62	9,49
Cypa - Eupe	-24,71	0,1024	-54,48	5,05
Cypa - Momo	13,03	0,3408	-14,03	40,09
Cypa - Moru	26,08	0,0709	-2,27	54,44
Cypa - Mpte	-13,00	0,4476	-46,89	20,89
Eupa - Eupe	-7,15	0,361	-22,64	8,34
Eupa - Momo	30,59	<b>0</b>	21,31	39,87
Eupa - Moru	43,65	<b>0</b>	31,08	56,21
Eupa - Mpte	4,56	0,6866	-17,85	26,98
Eupe - Momo	37,75	<b>0</b>	22,26	53,23
Eupe - Moru	50,80	<b>0</b>	33,14	68,45
Eupe - Mpte	11,71	0,3656	-13,90	37,33
Momo - Moru	13,05	<b>0,042</b>	0,49	25,62
Momo - Mpte	-26,03	<b>0,0234</b>	-48,45	-3,62
Moru - Mpte	-39,08	<b>0,0017</b>	-63,05	-15,12

Referencias: Cypa, *Cynomops planirostris*, Eupa, *Eumops patagonicus*, Eupe, *Eumops perotis*, Moru, *Molossus fluminensis*, Momo, *Molossus molossus*, Mpte, *Molossops temminckii*, li-ic, límite inferior del intervalo de confianza, ls-ic, límite superior del intervalo de confianza.

**Tabla 3.3.8.** Comparación angular entre el PC2 de los análisis de componentes principales (PCA) con tamaño y el PC1 de los PCAs sin tamaño, para los ensambles de murciélagos del Nordeste de Argentina estudiados.

<b>Comparaciones</b>	<b>Eupa vs. Eupe</b>	<b>Eupa vs. Momo</b>	<b>Eupa vs. Moru</b>	<b>Eupe vs. Momo</b>	<b>Eupe vs. Moru</b>	<b>Momo vs. Moru</b>
ángulo.radianes	0,5392	0,2753	0,3191	0,7412	0,7695	0,1820
ángulo.grados	30,8932	15,7713	18,2857	42,4673	44,0896	10,4297
<i>p</i> -valor	0,0067	0,0003	0,0005	0,0292	0,0345	0,0000

Referencias: Cypa, *Cynomops planirostris*, Eupa, *Eumops patagonicus*, Eupe, *Eumops perotis*, Mofu, *Molossus fluminensis*, Momo, *Molossus molossus*, Mpte, *Molossops temminckii*, li-ic, límite inferior del intervalo de confianza, ls-ic, límite superior del intervalo de confianza.

**Tabla 3.3.9.** Resultado de análisis de alometría multivariada intraespecífica de las superficies de los patagios sin recortar los valores extremos (i.e., conjunto completo de *pseudovalores* de *Jackknife* utilizados).

<b>Species</b>	<b>Variable</b>	<b>Ci</b>	<b>S</b>	<b>ls-ic</b>	<b>li-ic</b>	<b>Tend</b>	<b>des.iso</b>
<i>Eumops patagonicus</i>	Dactilomayor	-0,06001	0,04091	-0,18510	0,06508	-	-0,4683
	Dactilomedial	0,10722	-0,00743	-0,08875	0,30320	-	-0,3010
	Dactilomenor	1,04941	-0,03989	0,96591	1,13290	+	0,6412
	Plagiopatagio	-0,12747	0,07240	-0,28069	0,02576	-	-0,5357
	Propatagio	0,14833	-0,02975	-0,10945	0,40611	-	-0,2599
	Uropatagio	0,14979	0,02836	-0,20978	0,50936	iso	-0,2585
<i>Eumops perotis</i>	Dactilomayor	-0,83739	0,52809	-1,93784	0,26307	-	-1,2456
	Dactilomedial	-0,05235	0,23717	-1,62213	1,51744	iso	-0,4606
	Dactilomenor	2,94438	-1,15941	1,84391	4,04485	+	2,5361
	Plagiopatagio	-1,21633	0,65125	-1,74816	-0,68451	-	-1,6246
	Propatagio	2,13206	-0,84273	1,38817	2,87594	+	1,7238
	Uropatagio	0,61296	-0,09682	-0,81919	2,04511	iso	0,2047
<i>Molossus fluminensis</i>	Dactilomayor	0,15725	0,01169	0,04528	0,26922	-	-0,2510
	Dactilomedial	0,27668	0,02470	0,09621	0,45715	iso	-0,1316
	Dactilomenor	0,97083	-0,02502	0,88897	1,05269	+	0,5626
	Plagiopatagio	0,04663	0,00058	-0,05929	0,15254	-	-0,3616
	Propatagio	0,10681	-0,02283	-0,06274	0,27637	-	-0,3014
	Uropatagio	0,10780	-0,01156	-0,12625	0,34185	-	-0,3004
<i>Molossus molossus</i>	Dactilomayor	0,03688	-0,00186	-0,03313	0,10689	-	-0,3714
	Dactilomedial	0,18546	-0,00400	0,08071	0,29020	-	-0,2228
	Dactilomenor	0,97353	-0,00996	0,91168	1,03539	+	0,5653
	Plagiopatagio	0,12059	-0,00079	0,00216	0,23903	-	-0,2877
	Propatagio	0,09192	0,00107	-0,02998	0,21382	-	-0,3163
	Uropatagio	0,18866	-0,00076	-0,00511	0,38244	-	-0,2196

Referencias: Dactilomayor, dactilopatagio mayor, Dactilomedial, dactilopatagio medial, Dactilomenor, dactilopatagio menor, Ci, coeficiente imparcial (i.e., valor generado por el remuestreo *Jackknife* de primer orden); S, sesgo (i.e., diferencia entre el coeficientes insesgados y observados); li-ic, límite inferior del intervalo de confianza; ls-ic, límite superior del intervalo de confianza. Se consideró un 95% como intervalo de confianza; des.iso: representa la resta del valor esperado bajo isometría al coeficiente imparcial; Tend, tendencia: es la tendencia alométrica de cada variable que resulta en: iso, isometría; (-), alometría negativa y (+), alometría positiva.

**Tabla 3.3.10.** Resultado de análisis de alometría multivariada interespecífica de las superficies de los patagios sin recortar los valores extremos (i.e., conjunto completo de *pseudovalores* de *Jackknife* utilizados).

Variable	Ci	S	ls-ic	li-ic	Tend	des.iso
Dactilomayor	0,3873	0,0106	0,3093	0,4653	iso	-0,0210
Dactilomedial	0,3892	0,0035	0,3358	0,4426	iso	-0,0191
Dactilomenor	0,5966	-0,0465	0,3245	0,8686	iso	0,1883
Plagiopatagio	0,3722	0,0166	0,2529	0,4916	iso	-0,0360
Propatagio	0,3923	-0,0256	0,2352	0,5495	iso	-0,0159
Uropatagio	0,3265	0,0251	0,1565	0,4966	iso	-0,0817

Referencias: Dactilomayor, dactilopatagio mayor, Dactilomedial, dactilopatagio medial, Dactilomenor, dactilopatagio menor, Ci, coeficiente imparcial (i.e., valor generado por el remuestreo *Jackknife* de primer orden); S, sesgo (i.e., diferencia entre el coeficientes insesgados y observados); li-ic, límite inferior del intervalo de confianza; ls-ic, límite superior del intervalo de confianza. Se consideró un 95% como intervalo de confianza; des.iso: representa la resta del valor esperado bajo isometría al coeficiente imparcial; Tend, tendencia: es la tendencia alométrica de cada variable que resulta en: iso, isometría; (-), alometría negativa y (+), alometría positiva.

**Tabla A3.3.11.** Cargas de las variables de los patagios para los primeros dos componentes de los PCAs correspondientes a las especies de murciélagos molósidos estudiados.

Patagios	PC1	PC2
Dactilomayor	0,37	0,12
Dactilomedial	0,38	-0,02
Dactilomenor	0,60	-0,72
Plagiopatagio	0,37	0,26
Propatagio	0,34	0,54
Uropatagio	0,34	0,34

Referencias: Dactilomayor, dactilopatagio mayor, Dactilomedial, dactilopatagio medial, Dactilomenor, dactilopatagio menor,

## CAPÍTULO 4: Ecomorfología y comunidades de murciélagos

### Apéndice 4.1. Lista de especies del Nordeste de Argentina

Taxonomía actual de las especies presentes en el Nordeste de Argentina, tomada de Barquez et al. 2020

#### **Orden Chiroptera** Blumenbach, 1779

##### **Familia Noctilionidae** Gray, 1821

*Noctilio* Linnaeus, 1766

*Noctilio albiventris* Desmarest, 1818

*Noctilio leporinus* (Linnaeus, 1758)

##### **Familia Phyllostomidae** Gray, 1825

Subfamilia Desmodontinae Bonaparte, 1845

Tribu Desmodontini Wagner 1840

*Desmodus* Wied-Neuwied, 1826

*Desmodus rotundus* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1810)

*Diaemus* Miller, 1906

*Diaemus youngii* (Jentink, 1893)

Subfamilia Phyllostominae Gray, 1825

Tribu Phyllostomini Gray, 1825

*Tonatia* Gray, 1827

\**Tonatia bidens* (Spix, 1823)

Tribu Macrophyllini Gray, 1866

*Macrophyllum* Gray, 1838

\**Macrophyllum macrophyllum* (Schinz, 1821)

Tribu Vampyrini Bonaparte 1838

*Chrotopterus* Peters, 1865

*Chrotopterus auritus* (Peters, 1856)

Subfamilia Glossophaginae Bonaparte, 1845

Tribu Glossophagini Bonaparte, 1845

*Glossophaga* E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1818

*Glossophaga soricina* (Pallas, 1766)

Subfamilia Carolliinae Miller, 1924

*Carollia* Gray, 1838

\**Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758)

Subfamilia *Glyphonycterinae*

*Glyphonycteris* Thomas, 1896

\**Glyphonycteris sylvestris* Thomas, 1896

Subfamilia *Stenodermatinae* Gervais, 1856

Tribu *Sturnirini* Miller, 1907

*Sturnira* Gray, 1842

*Sturnira lilium* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1810)

Tribu *Stenodermatini* Gervais, in de Castelnau, 1855

*Artibeus* Leach, 1821

\**Artibeus fimbriatus* Gray, 1838

\**Artibeus lituratus* (Olfers, 1818)

*Artibeus planirostris* (Spix, 1823)

*Platyrrhinus* Saussure, 1860

\**Platyrrhinus lineatus* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1810)

*Pygoderma* Peters, 1863

*Pygoderma bilabiatum* (Wagner, 1843)

*Vampyressa* Thomas, 1900

\**Vampyressa pusilla* (Wagner 1843)

**Familia Vespertilionidae** Gray, 1821

Subfamilia *Myotinae* Tate, 1924

*Myotis* Kaup, 1829

*Myotis albescens* (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1806)

*Myotis izecksohni* Moratelli, Peracchi, Dias y Oliveira 2011

*Myotis levis* (I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1824)

*Myotis nigricans* (Schinz, 1821)

*Myotis riparius* Handley, 1960

\**Myotis ruber* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1806)

\**Myotis simus* Thomas, 1901

Subfamilia *Vespertilioninae* Peters, 1865

Tribu *Lasiurini* Tate, 1942

*Lasiurus* Gray, 1831

*Lasiurus (Aeorestes) villosissimus* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1806)

*Lasiurus (Dasypterus) ega* (Gervais, 1855 [1856])

*Lasiurus (Lasiurus) blossevillii* (Lesson y Garnot, 1827)

Grupo Nycticeiini-Eptesicini (*sensu* Rohers et al., 2010)

*Eptesicus* Rafinesque, 1820

\**Eptesicus brasiliensis* (Desmarest, 1819)

*Eptesicus minutus* Osgood, 1915

*Eptesicus furinalis* (d'Orbigny y Gervais, 1847)

*Histiotus* Gervais, 1856

\**Histiotus velatus* (I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1824)

**Familia Molossidae** Gervais, 1856

*Cynomops* Thomas, 1920

*Cynomops abrasus* (Temminck, 1826)

*Cynomops planirostris* (Peters, 1866)

*Eumops* Miller, 1906

*Eumops auripendulus* (Shaw, 1800)

*Eumops bonariensis* (Peters, 1874)

*Eumops dabbenei* Thomas, 1914

*Eumops glaucinus* (Wagner, 1843)

*Eumops patagonicus* Thomas, 1924

*Eumops perotis* (Schinz, 1821)

*Molossops* Peters, 1866

\**Molossops neglectus* Williams et Genoways, 1980

*Molossops temminckii* (Burmeister, 1854)

*Molossus* (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1805)

*Molossus currentium* Thomas, 1901

*Molossus molossus* (Pallas, 1766)

*Molossus fluminensis* (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1805)

*Nyctinomops* Miller, 1902

*Nyctinomops laticaudatus* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1805)

*Promops* Gervais, 1856

\**Promops centralis* Thomas, 1915

*Promops nasutus* (Spix, 1823)

Referencias: en \* especies de murciélagos exclusivas de la región.

## Apéndice 4.2. Especímenes de murciélagos revisados para cada ensamble de estudio

Lista total de los especímenes por especie para cada ensamble estudiado. Incluyendo el número total de especímenes (n=), entre (), código de colección y número.

**Abreviaturas usadas en el texto:** Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina (MACN); Colección Mamíferos de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina (CM-FaCENA); Colección Mamíferos Lillo, Tucumán, Argentina (CML); Museu Nacional Río de Janeiro, Río de Janeiro, Brasil (MNRJ); Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, San Lorenzo, Paraguay (MNHNP).

CAMPOS Y MALEZALES: *Eptesicus furinalis* (8): CM-FaCENA: 16, 22, 23, 39, 41, 42, 52, 80. *Eumops bonariensis* (5): CM-FaCENA: 18; MACN: 13739, 14036, 16736, 18077. *Eumops patagonicus* (5): CM-FaCENA: 19, 20, 229, 230, 34. *Lasiurus blossevillii* (7): CM-FaCENA: 2, 250, 3; MACN: 16771, 22398, 51.144, 54.116. *Lasiurus ega* (4): CM-FaCENA: 77; MACN: 15569, 19385, 22425. *Molossops temminckii* (7): CM-FaCENA: 160, 28, 29, 30, 31, 33; MACN: 26852. *Molossus fluminensis* (5): CM-FaCENA: 158, 159, 54; MACN: 18092, 18093. *Molossus molossus* (3): CM-FaCENA: 85, 86, 88. *Myotis albescens* (5): CM-FaCENA: 14, 35, 50, 6, 82. *Myotis riparius* (8): CM-FaCENA: 162, 17, 4, 40, 49, 5, 72, 84. *Myotis ruber* (5): CM-FaCENA: 45, 58; MACN: 21143; MNRJ: 67845, 80294. *Myotis* sp (12): CM-FaCENA: 10, 11, 13, 36, 74, 75, 89, 9, 90; MACN: 26850, 26854, 26856. *Sturnira lilium* (13): CM-FaCENA: 247, 248, 249, 7, 73, 76, 78; CML: 9874, 9875, 9880; MACN: 17956, 17957, 17958.

CHACO HÚMEDO-1: *Artibeus fimbriatus* (10): MACN: 20899; MNHNP: 0 209, 0 235, 0 238, 0 461, 1102, 2962, 3032, 3033, 3035. *Artibeus planirostris* (7): MACN: 16900, 16904, 16907, 16911, 16913, 20869, 20892. *Carollia perspicillata* (5): MNHNP: 0144; MS: 295, 313, 318, 418. *Desmodus rotundus* (2): MNRJ: 68024, 80590. *Eptesicus furinalis* (2): MACN: 16778, 51.3. *Eumops patagonicus* (5): CM-LGE: 323, 324, 325, 328; MACN: 20911. *Eumops perotis* (16): CM-FaCENA: 100, 101, 102, 104, 105, 46, 99; MACN: 16584, 16591, 16592, 16600, 16601, 16602, 16604, 21071, 21073. *Lasiurus ega* (3): CM-FaCENA: 55; MACN: 20872, 20883. *Molossops temminckii* (3): MACN: 20871, 20885, 20893. *Molossus fluminensis* (5): MACN: 18094, 18095, 18096, 20877, 20891. *Molossus molossus* (4): MACN: 14059, 16630, 16638, 16657. *Myotis albescens* (6): MACN: 20882, 20887, 20910, 20952; MNHNP: 3333, 3335. *Myotis nigricans* (7): MNHNP: 2990, 2992, 2993, 2994, 2997, 3299, 3306. *Myotis riparius* (12): CML: 02986, 02988, 02996; MACN: 20862, 20873, 20881, 20895, 20906, 20912, 20938; MNHNP: 3301, 3311. *Myotis ruber* (6): CML: 0 4673, 0 4676, 0 4686; MACN: 20894; MNRJ: 80299, 81500. *Myotis simus* (3): CML: 0 4680; MACN: 20901; MNHNP: 3327. *Noctilio albiventris* (15): MACN: 17905, 17906, 17907, 17908, 17909, 17910, 17911, 17912, 17913, 17914, 20886, 20889; MNHNP: 00 11, 2565, 2568. *Noctilio leporinus* (2): CM-LGE: 201; MNHNP: 2530. *Platyrrhinus lineatus* (9): MACN: 15607, 18956, 20900, 22396, 22401, 22407, 22413; MS: 117, 118. *Sturnira lilium* (9): CML: 0 2052, 0 3208, 0 4669; MACN: 20856, 20878, 20880, 22388, 22404, 22405.

CHACO HÚMEDO-2: *Chrotopterus auritus* (6): MACN: 17014, 17015, 19440, 20700; MNHNP: 2314, 4452. *Desmodus rotundus* (3): MACN: 17208, 17212; MNRJ: 36573. *Eptesicus furinalis* (2): AMA: 134; MACN: 16784. *Eumops patagonicus* (5): CM-FaCENA: 93, 94; CM-LGE: 326, 330; MACN: 20858. *Eumops perotis* (15): MACN: 16585, 16586, 16590, 21072, 29.730, 29.732, 29.737, 29.738, 29.739, 29.741, 29.742, 29.743, 29.744, 29.745, 29.748. *Molossops temminckii* (4): CM-FaCENA: 233; MACN: 13715, 16614, 20903. *Molossus fluminensis* (5): MACN: 18085, 18086, 18090, 18091, 18100. *Molossus molossus* (3): CM-LGE: 309, 310; MACN: 21173. *Myotis albescens* (8): CM-LGE: 265, 266; MACN: 20867; MNHNP: 3319, 4137, 4150, 4152, 4337. *Myotis nigricans* (7): MACN: 20947; MNHNP: 0 274, 0275, 0295, 2982, 2983, 3238. *Sturnira lilium* (5): CML: 0 5418, 05419, 05459; MACN: 22440, 22443.

CHACO SECO: *Desmodus rotundus* (6): MACN: 17174, 17190, 17194, 20702, 20870, 20884. *Eptesicus furinalis* (5): MACN: 18038, 18039, 18043, 18044, 18046. *Eumops patagonicus* (4): CM-LGE: 327; MACN: 20930, 20937, 20941. *Molossops temminckii* (4): MACN: 20859, 20909, 20926, 20948. *Molossus fluminensis* (5): MACN: 16623, 16662, 20857, 20934, 20943. *Molossus molossus* (7): MACN: 16664, 17773, 20705, 20929, 20931, 21082, 34.431. *Myotis albescens* (20): CM-FaCENA: 59, 61, 91; CM-LGE: 267, 270; MACN: 18036, 20932, 20939, 20946, 20953; MNHNP: 3297, 3312, 3316, 3324, 3325, 3330, 3336, 4135, 4143, 4339. *Noctilio leporinus* (3): MACN: 14188; MNHNP: 4344, 4348.

ESTEROS DEL IBERÁ: *Desmodus rotundus* (3): MACN: 17207, 20919, 20920. *Eptesicus furinalis* (5): CM-FaCENA: 15, 79; MACN: 16781, 17903, 18049. *Eumops bonariensis* (5): MACN: 18076, 18079, 22212, 22422, 50.51. *Eumops patagonicus* (6): CM-LGE: 321, 322, 329, 477, 478; MACN: 20915. *Histiotus velatus* (5): MACN: 18053, 18054, 18055, 18056, 18058. *Molossops temminckii* (4): MACN: 20823, 20923, 20924, 20925. *Molossus fluminensis* (6): CM-FaCENA: 43, 44; CM-LGE: 318, 319; MACN: 22213, 22397. *Molossus molossus* (4): CM-FaCENA: 87; MACN: 16631, 17775, 21172. *Myotis albescens* (5): CM-FaCENA: 38, 60, 92; CM-LGE: 268, 269. *Myotis nigricans* (6): CML: 03001, 3261; MACN: 18013, 18018; MNHNP: 0276, 2995. *Myotis riparius* (5): CM-LGE: 271; CML: 02997, 7722, 7725; MACN: 18032. *Myotis simus* (3): MACN: 18033, 20914; MNRJ: 71458. *Noctilio albiventris* (11): MACN: 14204, 20890; MNHNP: 0010, 0008, 0009, 1947, 2326, 2563, 2564, 2567, 4567. *Noctilio leporinus* (2): MACN: 14189; MNHNP: 2570. *Pygoderma bilabiatum* (6): MACN: 17997, 17998, 18001, 22395, 22426; MNHNP: 3350. *Sturnira lilium* (11): CM-FaCENA: 37, 53; MACN: 20918, 22391, 22392, 22394, 22399, 22400, 22408, 22409, 22414. *Tadarida brasiliensis* (3): MS: 185, 186, 281.

PARANAENSE-1: *Artibeus fimbriatus* (11): MACN: 17981, 18410; MNHNP: 2958, 2959, 2961, 3034, 4100, 4101, 4102, 4136, 4811. *Artibeus lituratus* (32): MACN: 16887, 17989, 17991, 18400, 18401, 18402, 18403, 18405, 18406, 18407, 18408, 18409, 18411, 18412, 18413, 18415, 18416, 18417, 18418, 18420, 18421, 20905, 24858, 24859, 24860; MNHNP: 4742, 4746, 4747, 4796, 4798, 4801, 4807. *Carollia perspicillata* (9): MACN: 16994, 17949, 17950, 17951, 17954, 18210, 22424, 22427, 24865. *Chrotopterus auritus* (7): MACN: 17944,

17945, 17947, 18204, 18205, 23652, 24864. *Desmodus rotundus* (5): MACN: 20701, 22417, 22423; MNRJ: 56281, 80612. *Eptesicus furinalis* (5): MACN: 16780, 18047, 18050; MS: 211, 236. *Lasiurus ega* (2): MACN: 15568, 16772. *Molossops neglectus* (1): CML: 2258. *Myotis nigricans* (4): MACN: 18014, 18015, 18016, 18017. *Myotis riparius* (10): CM-LGE: 276, 480, 481, 482; MACN: 18019; MNHNP: 3317, 3322, 3323, 3326, 3329. *Myotis ruber* (6): CML: 3877; MACN: 18034, 18035, 18490; MNHNP: 0 319; MNRJ: 3400. *Nyctinomops laticaudatus* (12): MNRJ: 3193, 3696, 3697, 3698, 3699, 3701, 3703, 3704, 3737, 69158. *Pygoderma bilabiatum* (13): MACN: 18481, 22403, 50.193; MNHNP: 3339, 3340, 3343, 3345, 3352, 4050; MS: 154, 155, 332, 373. *Sturnira lilium* (16): MACN: 17962, 17963, 17964, 18315, 18326, 18327, 18328, 18329, 18330, 18338, 18339, 18340, 18341, 18379, 18380, 24870. *Tadarida brasiliensis* (5): MACN: 18068, 18069, 18070, 18071, 259. *Tonatia bidens* (8): MACN: 17110, 17111, 17112, 17115, 20339; MNHNP: 2305, 2306; MNRJ: 37483.

PARANAENSE-2: *Artibeus fimbriatus* (14): MNHNP: 0 203, 0 228, 0 233, 0 240, 0 242, 1946, 1990, 4055, 4056, 4057, 4058, 4059, 4060, 4061. *Artibeus lituratus* (23): MACN: 16890, 16891, 16892, 17979, 17982, 17983, 17984, 17985, 17986, 17987, 17988, 17992, 17994, 18404, 21380, 22436, 22438; MNHNP: 4737, 4738, 4754, 4787, 4835, 4838. *Carollia perspicillata* (5): MS: 293, 294, 314, 323, 406. *Chrotopterus auritus* (6): CM-LGE: 206, 207, 208, 209; MACN: 17946; MNHNP: 4858. *Desmodus rotundus* (3): MACN: 17206; MNRJ: 80589; MS: 116. *Eptesicus furinalis* (5): MACN: 16782, 18040, 18041, 18042, 18048. *Glossophaga soricina* (10): MACN: 17016, 17948, 20703; MNRJ: 3404, 3549, 3576, 3615, 3616, 82026; MS: 321. *Lasiurus blossevilli* (8): MACN: 13805, 14076, 14304, 15570, 19207, 21158, 49.464, 51.145. *Molossops temminckii* (3): MACN: 18066, 18067, 22431. *Molossus fluminensis* (10): CM-LGE: 313; MACN: 18087, 18088, 18089, 18097, 18098, 18099, 18101, 18102, 22319. *Myotis nigricans* (6): MACN: 18025; MNHNP: 0 302, 2996, 2999, 3234, 3235. *Nyctinomops laticaudatus* (9): MNRJ: 3419, 3679, 3681, 3700, 3705, 3711, 3712, 3713, 3714. *Platyrrhinus lineatus* (9): FXC: 3; MACN: 17973, 17974, 17975, 17976, 17977, 22389; MS: 126, 142. *Pygoderma bilabiatum* (16): MACN: 17038, 17039, 17040, 17042, 17999, 18000, 22434, 22437, 22441, 26326; MS: 128, 262, 268, 380, 405, 443. *Sturnira lilium* (9): MACN: 17959, 17960, 17961, 17965, 17966, 17967, 17968, 17969, 17970. *Vampyressa pusilla* (2): MNRJ: 47092, 70919.

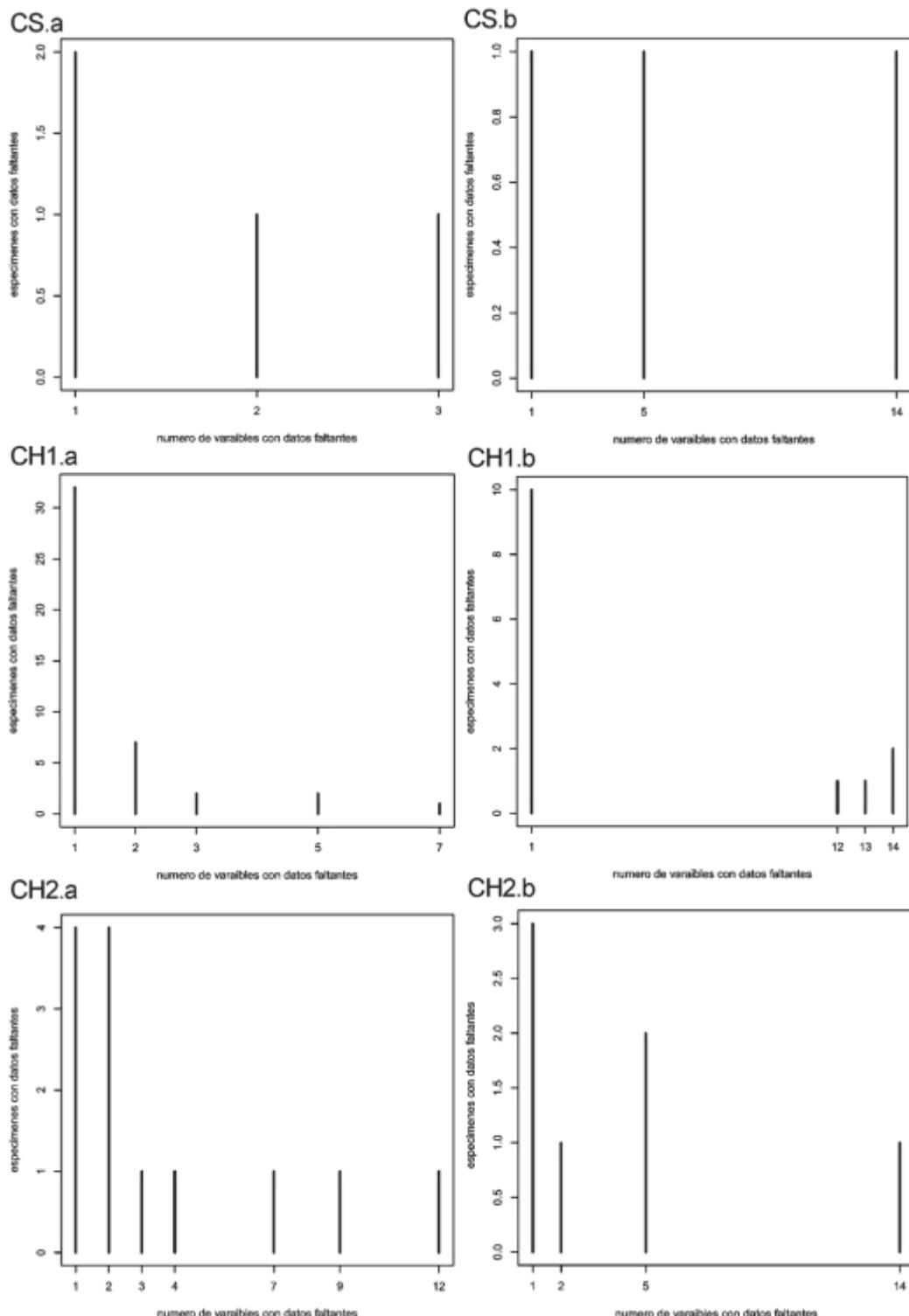
### Apéndice 4.3. Resultados del Test de Rosner

**Tabla A.4.3.1.** Resultados del Test de Rosner para los especímenes de murciélagos de los ensambles del Nordeste de Argentina estudiados.

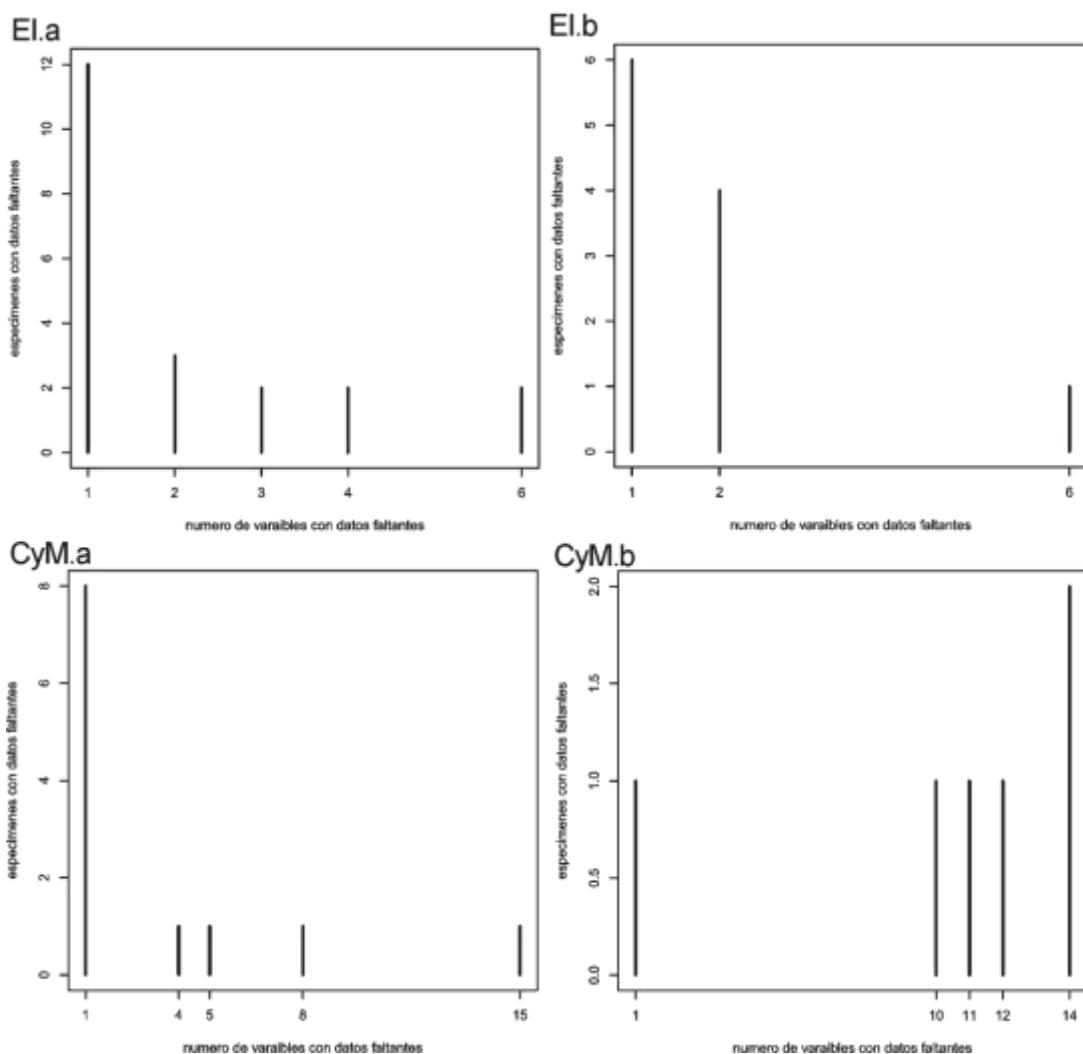
Especie	Especímen	med	i	med.i	SD.i	V	R.i.1	Ia.i.1	Out
<i>Eptesicus furinalis</i>	AMA134	AT	3	6,46	1,62	2,4	2,50	3,94	F
<i>Desmodus rotundus</i>	MNRJ68024	CINC	0	19,23	5,93	2,03	2,90	3,95	F
	MS116	LB	0	15,99	5,26	3,28	2,42	3,95	F
	MACN22417	SMS	11	5,72	2,17	1,31	2,03	3,95	F
	MNRJ80590		12	5,72	2,16	1,33	2,03	3,95	F
	MNRJ56281		13	5,73	2,16	1,35	2,03	3,95	F
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	MS443	CINC	1	19,25	5,89	2,99	2,76	3,95	F
	MNHNP3350	APO	0	5,22	1,46	10,56	3,66	3,95	F
	MNHNP33501	AZ	0	12,87	3,88	3,14	2,51	3,94	F
	MNHNP33502	LBT	0	2,83	0,79	15,29	15,71	3,93	V
<i>Eumops perotis</i>	MACN16585	AT	0	6,48	1,65	11,97	3,34	3,94	F
	MACN165851	CCOR	0	5,08	1,86	9,22	2,23	3,95	F
<i>Noctilio leporinus</i>	MACN14189	APO	1	5,21	1,45	10,21	3,46	3,95	F
<i>Tonatia bidens</i>	MACN17110	APO	2	5,20	1,43	9,87	3,25	3,95	F
<i>Noctilio leporinus</i>	MACN14188	AZ	1	12,88	3,86	20,47	1,97	3,94	F
<i>Eumops perotis</i>	CM-FaCENA46	LBT	1	2,81	0,62	5,98	5,09	3,93	V
<i>Artibeus lituratus</i>	MNHNP4838	AZ	2	12,87	3,85	20,46	1,97	3,94	F
	MACN18407	AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	0	8,26	2,85	14,86	2,31	3,95	F
	MACN18402	LH	0	5,92	1,94	10,31	2,27	3,95	F
	MACN18416	LR	0	8,80	3,16	16,14	2,32	3,95	F
	MACN18418	MO	0	5,64	1,93	10,73	2,64	3,95	F
	MACN18421	AMP	4	10,59	2,77	3,79	2,45	3,95	F
	MACN18415		10	10,56	2,71	4,06	2,39	3,94	F
	MACN18420		11	10,57	2,70	4,07	2,40	3,94	F
	MACN184211	LCI	0	2,62	1,62	16,68	8,70	3,94	V
	MACN184151		1	2,60	1,52	16,47	9,11	3,94	V
<i>Chrotopterus auritus</i>	MACN184201		2	2,58	1,43	16,02	9,42	3,94	V
	MACN21380		3	2,56	1,33	14,46	8,95	3,94	V
<i>Artibeus fimbriatus</i>	MACN17015	CM <sub>1</sub>	0	10,59	3,44	20,21	2,79	3,95	F
<i>Artibeus fimbriatus</i>	MNHNP4136	CM <sub>3</sub>	0	5,79	1,98	14,8	4,55	3,95	V

Referencia: med, medida; i, numero de interacciones; med.i, media de i; S.D.i, desvío estándar de i; V, valor de medida; R.i.1, resultado del test de Rosner; Ia.i.m lambda de i; Out, outlier. Para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4

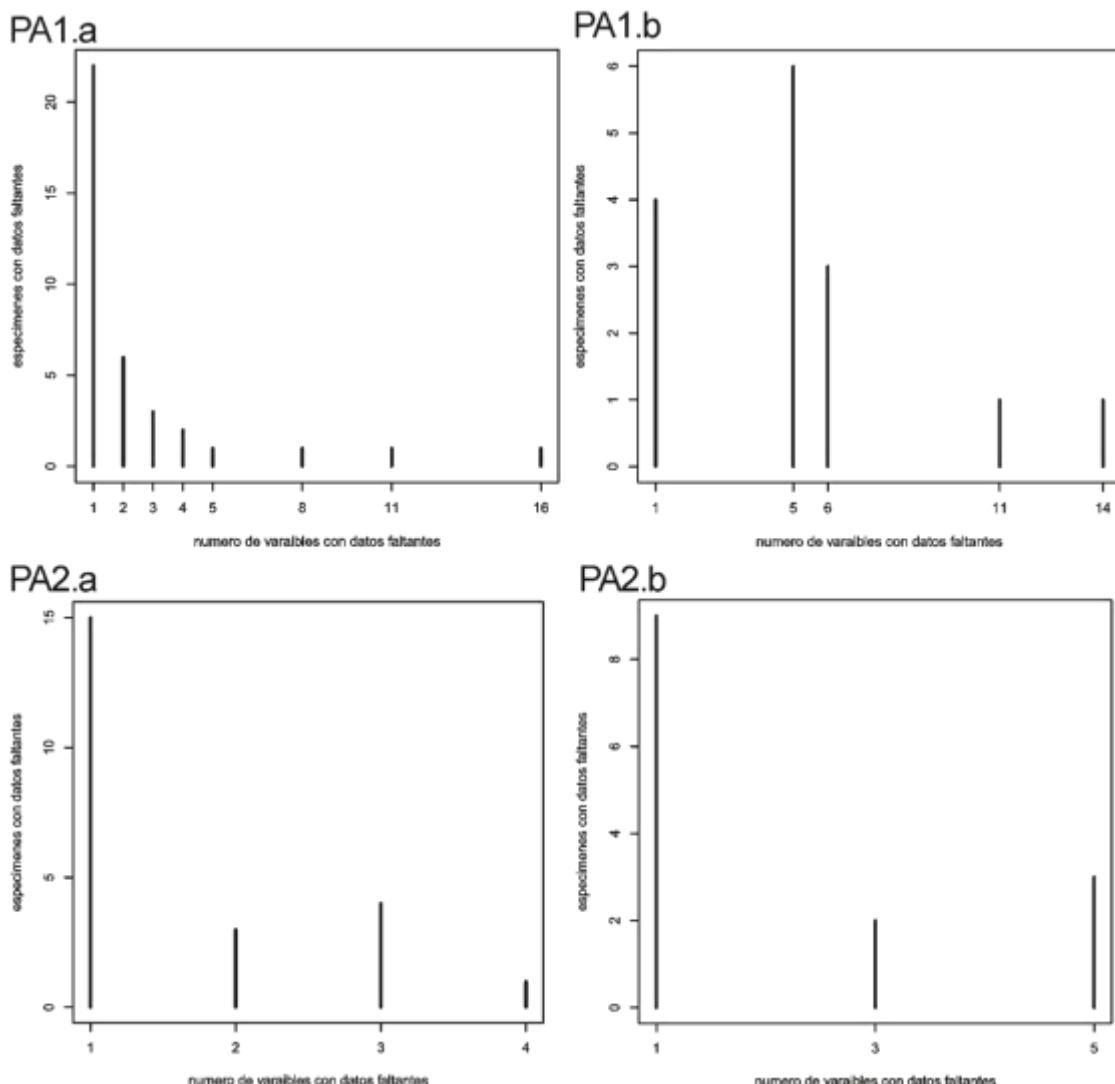
#### Apéndice 4.4. Variables con datos faltantes



**Figura A4.4.1.** Distribución de variables craneanas y mandibulares con datos faltantes para el total de especies de los siete ensambles de murciélagos estudiados para el Nordeste de Argentina. a, medidas del cráneo y b, medidas de la mandíbula para cada ensamble de estudio. Referencias: CS, Chaco Seco; CH1, Chaco Húmedo-1 y CH2, Chaco Húmedo-2.



**Figura A4.4.2.** Distribución de variables craneanas y mandibulares con datos faltantes para el total de especies de los siete ensambles de murciélagos estudiados para el Nordeste de Argentina. a, medidas del cráneo y b, medidas de la mandíbula para cada ensamble de estudio. Referencias: EI, Esteros del Iberá; CyM, Campos y Malezales.



**Figura A4.4.3.** Distribución de variables craneanas y mandibulares con datos faltantes para el total de especies de los siete ensambles de murciélagos estudiados para el Nordeste de Argentina. a, medidas del cráneo y b, medidas de la mandíbula para cada ensamble de estudio. Referencias: PA1, Paranaense-1 y PA2, Paranaense-2.

**Apéndice 4.5.** Tablas de análisis estadísticos

**Tabla A4.5.1.** Cargas de las variables craneomandibulares para los primeros dos componentes de los PCAs dependientes de tamaño correspondientes a los siete ensambles del Nordeste de Argentina estudiados.

	Chaco Seco		Chaco Húmedo-1		Chaco Húmedo-2		
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2	
	LTC	0,14	0,07	0,15	0,05	0,16	0,08
<b>Medidas de cráneo</b>	LT	0,17	0,13	0,15	0,10	0,16	0,19
	AC	0,17	0,11	0,14	0,25	0,13	0,22
	AT	0,13	0,10	0,13	0,02	0,12	0,06
	LCS	0,22	-0,15	0,21	-0,22	0,21	-0,07
	HSD	0,09	-0,18	0,15	-0,11	0,16	-0,24
	MO	0,18	0,17	0,17	0,02	0,17	0,17
	CINC	0,13	0,05	0,15	-0,04	0,16	0,03
	AC-C	0,23	-0,02	0,21	0,10	0,19	0,04
	LH	0,10	0,02	0,14	0,12	0,14	0,00
	LR	0,12	-0,05	0,18	0,17	0,15	-0,01
	AIO	0,14	-0,05	0,16	0,13	0,12	0,00
	APO	0,08	0,08	0,11	0,37	0,07	0,15
	ACC	0,14	0,08	0,13	0,06	0,12	0,10
	AZ	0,14	-0,07	0,15	0,07	0,14	-0,02
	LBT	0,08	0,08	0,11	-0,25	0,12	-0,05
	LB	0,15	0,05	0,16	-0,01	0,17	0,03
	AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	0,13	-0,27	0,16	-0,01	0,15	-0,21
	LP	0,12	0,06	0,14	-0,03	0,15	-0,09
	SMS	0,04	-0,69	0,17	-0,07	0,17	-0,60
	AGLE	0,16	-0,03	0,18	0,14	0,17	0,01
	LGLE	0,18	0,01	0,17	-0,29	0,19	-0,03
	AMP	0,14	0,04	0,14	0,03	0,13	0,07
<b>Medidas de mandíbula</b>	LCI	0,25	-0,28	0,26	-0,23	0,26	-0,30
	HID	0,09	-0,14	0,14	-0,11	0,15	-0,21
	CCAN	0,15	-0,09	0,17	-0,05	0,18	-0,08
	CM <sub>1</sub>	0,16	-0,06	0,16	-0,11	0,18	-0,05
	CM <sub>3</sub>	0,20	0,17	0,17	0,03	0,17	0,19
	CCOR	0,20	0,20	0,18	-0,01	0,19	0,20
	TMA	0,17	0,17	0,17	0,03	0,17	0,19
	AES	0,18	-0,13	0,16	-0,27	0,18	-0,08
	ACOR	0,23	-0,11	0,18	-0,23	0,20	-0,02
	ANGM	0,20	0,07	0,17	-0,05	0,19	0,15
	ARM	0,16	0,16	0,16	-0,08	0,17	0,13
	AD	0,22	0,04	0,19	0,26	0,16	0,17
	LM	0,13	-0,01	0,15	-0,08	0,16	-0,03
	LC	0,20	0,04	0,20	0,43	0,18	0,18

Referencias: para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4, las cargas con valores más positivos están coloreadas en un gradiente de verdes y las cargas con valores más negativos con un gradiente de rojos para ambos componentes (PC1 y PC2).

**Tabla A4.5.2.** Cargas de las variables craneomandibulares para los primeros dos componentes de los PCAs dependientes de tamaño correspondientes a los siete ensambles del Nordeste de Argentina estudiados.

	Esteros del Iberá		Campos y Malezales		Paranaense-1		Paranaense-2		
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2	
Medidas de cráneo	LTC	0,14	0,08	0,15	0,12	0,16	0,02	0,16	0,01
	LT	0,16	0,08	0,16	0,14	0,17	0,06	0,17	0,00
	AC	0,18	0,15	0,15	-0,01	0,16	0,17	0,15	0,19
	AT	0,14	0,06	0,12	0,00	0,12	0,11	0,12	0,10
	LCS	0,22	-0,19	0,21	-0,33	0,19	0,03	0,18	0,02
	HSD	0,10	-0,17	0,10	0,20	0,14	-0,26	0,16	-0,23
	MO	0,16	0,12	0,16	0,01	0,17	0,16	0,16	0,08
	CINC	0,13	0,03	0,13	0,08	0,15	-0,01	0,15	-0,04
	AC.C	0,23	0,04	0,24	-0,33	0,18	0,16	0,17	0,24
	LH	0,11	0,12	0,11	0,48	0,15	-0,09	0,18	0,00
	LR	0,16	0,19	0,18	0,19	0,17	0,10	0,18	0,17
	AIO	0,14	<0	0,13	-0,09	0,16	0,03	0,16	0,15
	APO	0,13	0,27	0,11	0,04	0,12	0,27	0,11	0,38
	ACC	0,15	0,06	0,13	-0,03	0,13	0,11	0,12	0,09
	AZ	0,16	0,03	0,15	0,01	0,15	0,06	0,15	0,14
	LBT	0,10	-0,04	0,08	-0,17	0,08	0,04	0,08	0,05
	LB	0,14	-0,03	0,15	0,11	0,16	-0,03	0,16	-0,06
	AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	0,13	-0,27	0,14	-0,09	0,16	-0,25	0,17	-0,16
	LP	0,10	-0,04	0,08	0,23	0,16	-0,21	0,17	-0,24
	SMS	0,12	-0,35	0,11	0,14	0,18	-0,51	0,17	-0,25
	AGLE	0,19	<0	0,18	0,07	0,17	-0,04	0,17	0,01
	LGLE	0,18	-0,12	0,19	-0,03	0,13	-0,02	0,14	-0,15
	AMP	0,15	0,04	0,15	-0,01	0,13	0,11	0,12	0,13
Medidas de mandíbula	LCI	0,25	-0,23	0,24	-0,45	0,22	-0,04	0,20	0,04
	HID	0,09	-0,15	0,09	0,10	0,14	-0,30	0,15	-0,25
	CCAN	0,15	-0,05	0,16	0,04	0,17	-0,11	0,17	-0,10
	CM <sub>1</sub>	0,16	-0,16	0,16	-0,02	0,15	-0,12	0,15	-0,17
	CM <sub>3</sub>	0,18	0,16	0,19	0,06	0,16	0,17	0,16	0,06
	CCOR	0,18	0,18	0,20	0,02	0,18	0,17	0,17	0,06
	TMA	0,17	0,20	0,18	0,12	0,18	0,11	0,19	0,08
	AES	0,18	-0,37	0,23	-0,02	0,15	-0,21	0,15	-0,29
	ACOR	0,20	-0,30	0,19	-0,17	0,20	-0,17	0,20	-0,31
	ANGM	0,18	0,02	0,21	-0,02	0,18	0,05	0,18	-0,05
	ARM	0,17	0,13	0,20	0,08	0,17	0,12	0,19	0,06
	AD	0,24	0,18	0,20	0,10	0,21	0,21	0,21	0,25
	LM	0,12	-0,04	0,13	0,08	0,14	-0,09	0,15	-0,12
	LC	0,23	0,22	0,18	0,11	0,24	0,13	0,23	0,19

Referencias: para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4, las cargas con valores más positivos están coloreadas en un gradiente de verdes y las cargas con valores más negativos con un gradiente de rosas para ambos componentes (PC1 y PC2).

**Tabla A4.5.3.** Valores del test de Wilks y *p*-valor resultantes de la comparación de pares de gremios con tamaño del ensamble de Campos y Malezales.

Campos y Malezales		Test de Wilks		
		inl	inr	ins
<i>p</i> -valor	inl		<b>0,5785</b>	0,2176
	inr	0,1473		<b>0,4165</b>
	ins	0,0048	0,0466	

Referencias: inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto. En la mitad superior los valores de test de Wilks y en la mitad inferior *p*-valor corregidos por Holm. Resaltado en negritas los valores significativos.

**Tablas A4.5.4.** Valores del test de Wilks y *p*-valor resultantes de la comparación de pares de gremios con tamaño del ensamble de Chaco Húmedo-1 y Chaco Húmedo-2.

Chaco Húmedo-1		Test de Wilks				
		frc	frs	inl	inr	pes
<i>p</i> -valor	frc		0,8084	<b>0,5756</b>	<b>0,5657</b>	0,9156
	frs	0,2790		0,6689	<b>0,6095</b>	0,9551
	inl	0,0364	0,0896		0,6451	0,7619
	inr	0,0328	0,0513	0,0721		0,7467
	pes	0,5893	0,7591	0,1957	0,1733	

Chaco Húmedo-2		Test de Wilks	
		inl	inr
<i>p</i> -valor	inl		0,7135
	inr	0,4301	

Referencias: frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; pes, pescador. En la mitad superior los valores de test de Wilks y en la mitad inferior *p*-valor corregidos por Holm. Resaltado en negritas los valores significativos.

**Tabla A4.5.5.** Valores del test de Wilks y *p*-valor resultantes de la comparación de pares de gremios con tamaño del ensamble de Chaco Seco.

Chaco Seco		Test de Wilks	
		inl	inr
<i>p</i> -valor	inl		0,3631
	inr	0,2188	

Referencias: frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; pes, pescador. En la mitad superior los valores de test de Wilks y en la mitad inferior *p*-valor corregidos por Holm. Resaltado en negritas los valores significativos.

**Tabla A4.5.6.** Valores del test de Wilks y *p*-valor resultantes de la comparación de pares de gremios con tamaño del ensamble de Esteros del Iberá.

Esteros del Iberá		Test de Wilks			
		frs	inl	inr	pes
<i>p</i> -valor	frs	0,4423	0,4229	0,5232	
	inl	0,0113	0,7141	0,7050	
	inr	0,0088	0,1569		0,8449
	pes	0,0284	0,1462	0,3958	

Referencias: frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; pes, pescador. En la mitad superior los valores de test de Wilks y en la mitad inferior *p*-valor corregidos por Holm. Resaltado en negritas los valores significativos.

**Tablas A4.5.7.** Valores del test de Wilks y *p*-valor resultantes de la comparación de pares de gremios con tamaño de los ensambles de Paranaense-1 y Paranaense-2.

Paranaense-1		Test de Wilks			
		frc	frs	inl	inr
<i>p</i> -valor	frc	<b>0,1976</b>	<b>0,3446</b>	0,4534	
	frs	0,0034		0,6907	0,7279
	inl	0,0240	0,2738		0,6293
	inr	0,0628	0,3290	0,1977	

Paranaense-2		Test de Wilks			
		frc	frs	inl	inr
<i>p</i> -valor	frc	<b>0,3246</b>	<b>0,1443</b>	<b>0,3031</b>	
	frs	0,0195		<b>0,2728</b>	0,4953
	inl	0,0011	0,0106		0,5647
	inr	0,0153	0,0855	0,1354	

Referencias: frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido. En la mitad superior los valores de test de Wilks y en la mitad inferior *p*-valor corregidos por Holm. Resaltado en negritas los valores significativos.

**Tabla A4.5.8.** Fracciones únicas resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los PCAs con tamaño del ensamble de Campos y Malezales.

Campos y Malezales		Fracción única 1			
		frs	inl	inr	ins
Fracción única 2	frs	1			
	inl	1		<b>0,8337</b>	0,9778
	inr	1	<b>0,7414</b>		0,8590
	ins	1	0,970	0,8808	

Referencias: frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto. En la mitad superior los valores de la fracción única 1 y en la mitad inferior los de la fracción única 2, Resaltado en verde el valor de mayor fracción única distinta de 1 y en salmón el de menor valor.

**Tablas A4.5.9.** Fracciones únicas resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los PCAs con tamaño del ensamble de Chaco Húmedo-1 y Chaco Húmedo-2.

Chaco Húmedo-1		Fracción única 1						
		frc	frs	inl	inr	ins	pes	san
Fracción única 2	frc	1	1	1	1	1	0,9483	1
	frs	1	1	1	1	1	0,6095	0,1178
	inl	1	1		0,8496	0,9997	1	1
	inr	1	1	0,9503		0,9978	1	1
	ins	1	1	0,9984	0,9548		1	0,8681
	pes	0,9787	0,6021	1	1	1		0,4937
	san	1	0,6247	1	1	0,9894	0,7886	

Chaco Húmedo-2		Fracción única 1				
		car	frs	inl	inr	san
Fracción única 2	car		1	1	0,4935	1
	frs	1		1	1	1
	inl	1	1		0,5513	1
	inr	0,9588	1	0,7833		1
	san	1	1	1	1	

Referencias: frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto; san, sanguívoro; pes, pescador; car, carnívoro. En la mitad superior los valores de la fracción única 1 y en la mitad inferior los de la fracción única 2, Resaltado en verde el valor de mayor fracción única distinta de 1 y en salmón el de menor valor.

**Tabla A4.5.10.** Fracciones únicas resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los PCAs con tamaño del ensamble de Chaco Seco.

Chaco Seco		Fracción única 1			
		inl	inr	pes	san
Fracción única 2	inl		0,7269	1	1
	inr	0,7399		0,9895	1
	pes	1	0,9399		1
	san	1	1	1	

Referencias: inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto; san, sanguívoro; pes, pescador. En la mitad superior los valores de la fracción única 1 y en la mitad inferior los de la fracción única 2, Resaltado en verde el valor de mayor fracción única distinta de 1 y en salmón el de menor valor.

**Tabla A4.5.11.** Fracciones únicas resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los PCAs con tamaño del ensamble de Esteros del Iberá.

Esteros del Iberá		Fracción única 1				
		frs	inl	inr	pes	san
Fracción única 2	frs		1	1	0,8987	1
	inl	1		0,8784	1	1
	inr	1	0,7759		0,9480	1
	pes	0,7679	1	0,9286		1
	san	1	1	1	1	

Referencias: frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, san, sanguívoros; pes, pescador. En la mitad superior los valores de la fracción única 1 y en la mitad inferior los de la fracción única 2. Resaltado en verde el valor de mayor fracción única distinta de 1 y en salmón el de menor valor.

**Tablas A4.5.12.** Fracciones únicas resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los PCAs con tamaño de los ensambles de Paranaense-1 y Paranaense-2.

Paranaense 1		Fracción única 1							
		car	frc	frs	inl	inr	ins	omn	san
Fracción única 2	car		1	1	1	1	1	1	1
	frc	1		1	1	1	1	1	1
	frs	1	1		0,9728	0,9548	0,9339	0,9991	1
	inl	1	1	0,9353		0,9065	1	1	1
	inr	1	1	0,5	0,5659		1	1	1
	ins	1	1	0,4649	1	1		1	1
	omn	1	1	0,9803	1	1	1		1
	san	1	1	1	1	1	1	1	

Paranaense 2		Fracción única 1							
		car	frc	frs	inl	inr	ins	nec	san
Fracción única 2	car		0,8806	1	1	1	1	1	1
	frc	0,8718		1	1	1	1	1	1
	frs	1	1		0,9334	0,8889	1	0,9977	0,9717
	inl	1	1	0,8841		0,8954	1	0,9179	1
	inr	1	1	0,6233	0,7964		1	0,7499	1
	ins	1	1	1	1	1		1	1
	nec	1	1	0,9812	0,0607	0,3864	1		1
	san	1	1	0,0521	1	1	1	1	

Referencias: car, carnívoro; frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto; nec, nectarívoro; san, sanguívoros; omn, omnívoro. En la mitad superior los valores de la fracción única 1 y en la mitad inferior los de la fracción única 2. Resaltado en verde el valor de mayor fracción única distinta de 1 y en salmón el de menor valor.

**Tabla A4.5.13.** Cargas de las variables craneomandibulares para los primeros dos componentes de los PCAs sin tamaño correspondientes a los siete ensambles del Nordeste de Argentina estudiados.

		Chaco Seco		Chaco Húmedo-1		Chaco Húmedo-2	
		PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2
		LTC	0,05	0,10	0,11	<0	0,07
<b>Medidas de cráneo</b>	LT	0,14	0,06	0,11	-0,07	0,11	0,14
	AC	0,11	0,06	0,08	-0,28	0,21	0,10
	AT	0,07	0,15	0,16	0,00	0,20	-0,06
	LCS	-0,05	-0,29	-0,38	0,10	-0,25	0,08
	HSD	-0,23	0,16	0,08	0,14	-0,06	-0,27
	MO	0,19	-0,02	0,01	0,04	0,03	0,18
	CINC	0,04	0,10	0,10	0,10	0,03	<0
	AC-C	0,07	-0,24	-0,29	-0,22	-0,11	0,14
	LH	-0,04	0,23	0,23	-0,04	0,12	-0,11
	LR	-0,07	0,07	0,03	-0,10	0,04	-0,06
	AIO	-0,05	0,05	<0	-0,17	0,14	-0,09
	APO	-0,01	0,33	0,30	-0,33	0,45	-0,14
	ACC	0,06	0,10	0,14	-0,07	0,20	-0,01
	AZ	-0,07	0,02	0,03	-0,10	0,07	-0,08
	LBT	-0,01	0,28	0,17	0,26	0,16	-0,18
	LB	0,05	0,04	0,06	0,06	-0,02	0,03
	AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	-0,24	-0,09	-0,05	-0,03	-0,06	-0,21
	LP	0,02	0,19	0,14	0,09	0,05	-0,18
	SMS	-0,72	-0,01	-0,09	0,04	-0,26	-0,56
	AGLE	-0,01	-0,05	-0,10	-0,19	-0,04	0,02
	LGLE	0,05	-0,09	-0,10	0,26	-0,15	0,08
	AMP	0,03	0,05	0,12	-0,01	0,13	-0,01
<b>Medidas de mandíbula</b>	LCI	-0,11	-0,49	-0,57	0,09	-0,54	<0
	HID	-0,20	0,15	0,12	0,16	-0,04	-0,25
	CCAN	-0,08	-0,02	<0	0,07	-0,09	-0,05
	CM <sub>1</sub>	-0,03	-0,06	<0	0,11	-0,10	<0
	CM <sub>3</sub>	0,20	-0,03	0,02	<0	0,02	0,21
	CCOR	0,24	-0,05	-0,01	0,08	-0,02	0,25
	TMA	0,18	0,05	0,03	0,03	0,04	0,19
	AES	-0,07	-0,21	-0,08	0,19	-0,14	0,02
	ACOR	-0,01	-0,31	-0,19	0,17	-0,20	0,12
	ANGM	0,14	-0,14	-0,02	0,09	-0,07	0,24
	ARM	0,16	0,02	0,06	0,19	-0,02	0,18
	AD	0,12	-0,17	-0,16	-0,33	0,03	0,18
	LM	-0,03	0,07	0,09	0,12	0,01	-0,05
	LC	0,08	-0,03	-0,14	-0,44	0,05	0,14

Referencias: para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4, las cargas con valores más positivos están coloreadas en un gradiente de verdes y las cargas con valores más negativos con un gradiente de rojos para ambos componentes (PC1 y PC2).

**Tabla A4.5.14.** Cargas de las variables craneomandibulares para los primeros dos componentes de los PCAs sin tamaño correspondientes a los siete ensambles del Nordeste de Argentina estudiados.

	Esteros del Iberá		Campos y Malezales		Paranaense-1		Paranaense-2		
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2	
Medidas de cráneo	LTC	0,06	0,11	0,09	0,05	0,01	0,04	0,01	0,10
	LT	0,09	0,02	0,06	0,09	0,07	0,01	<0	0,05
	AC	0,16	<0	-0,01	0,11	0,17	0,03	0,19	0,06
	AT	0,05	0,11	0,06	-0,08	0,06	0,24	0,12	0,13
	LCS	-0,13	-0,35	-0,32	-0,21	0,07	-0,23	0,01	-0,23
	HSD	-0,21	0,21	0,24	-0,13	-0,27	0,02	-0,23	0,13
	MO	0,13	0,01	-0,01	0,00	0,15	0,05	0,08	0,09
	CINC	0,01	0,11	0,09	-0,02	-0,03	0,09	-0,03	0,16
	AC-C	0,09	-0,26	-0,41	0,19	0,18	-0,08	0,23	-0,22
	LH	0,09	0,23	0,39	0,08	-0,10	0,05	-0,01	0,10
	LR	0,19	0,07	0,06	0,21	0,11	-0,05	0,16	0,04
	AIO	-0,01	0,04	-0,01	-0,05	0,03	-0,01	0,14	-0,16
	APO	0,25	0,18	0,09	0,19	0,23	0,18	0,41	0,20
	ACC	0,05	0,06	0,03	-0,06	0,07	0,20	0,12	0,16
	AZ	0,03	0,02	0,01	0,04	0,06	0,02	0,14	-0,05
	LBT	-0,08	0,23	0,05	-0,28	-0,04	0,40	0,10	0,34
	LB	-0,04	0,09	0,08	0,01	-0,03	0,05	-0,06	0,15
	AM <sup>3</sup> -M <sup>3</sup>	-0,28	0,03	-0,03	-0,20	-0,24	-0,07	-0,18	-0,19
	LP	-0,08	0,22	0,30	-0,17	-0,21	-0,05	-0,24	0,21
	SMS	-0,37	0,10	0,20	-0,15	-0,46	-0,33	-0,27	<0
	AGLE	0,03	-0,13	-0,01	0,11	-0,02	-0,07	<0	-0,05
	LGLE	-0,10	-0,11	-0,08	-0,08	-0,06	0,23	-0,13	0,07
	AMP	0,04	0,04	0,01	-0,09	0,07	0,20	0,15	0,16
Medidas de mandíbula	LCI	-0,15	-0,46	-0,45	-0,23	0,03	-0,36	0,02	-0,32
	HID	-0,19	0,24	0,20	-0,19	-0,31	0,01	-0,25	0,08
	CCAN	-0,06	0,04	0,01	-0,02	-0,10	-0,04	-0,11	0,04
	CM <sub>1</sub>	-0,15	-0,04	-0,02	-0,08	-0,12	0,05	-0,16	0,04
	CM <sub>3</sub>	0,17	-0,02	-0,04	0,17	0,16	0,08	0,06	0,07
	CCOR	0,19	-0,03	-0,09	0,14	0,18	<0	0,05	0,05
	TMA	0,21	0,01	0,00	0,23	0,12	-0,03	0,06	-0,15
	AES	-0,34	-0,16	-0,16	-0,01	-0,23	0,14	-0,27	-0,02
	ACOR	-0,26	-0,20	-0,16	-0,37	-0,13	-0,14	-0,34	-0,29
	ANGM	0,04	-0,08	-0,14	0,07	0,07	-0,02	-0,06	-0,12
	ARM	0,14	0,02	-0,06	0,13	0,13	-0,03	0,04	-0,09
	AD	0,24	-0,30	-0,04	0,24	0,27	-0,24	0,21	-0,33
	LM	-0,06	0,13	0,09	-0,06	-0,11	0,08	-0,11	0,10
	LC	0,26	-0,18	-0,02	0,41	0,22	-0,43	0,14	-0,29

Referencias: para abreviaturas de medidas ver Figura 2.4, las cargas con valores más positivos están coloreadas en un gradiente de verdes y las cargas con valores más negativos con un gradiente de rojos para ambos componentes (PC1 y PC2).

**Tabla A4.5.15.** Valores del test de Wilks y *p*-valor resultantes de la comparación de pares de gremios sin tamaño del ensamble de Campos y Malezales.

Campos y Malezales		Test de Wilks		
		inl	inr	ins
<i>p</i> -valor	inl		<b>0,4429</b>	0,3197
	inr	0,5784		<b>0,6708</b>
	ins	0,0184	0,2472	

Referencias: inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto. En la mitad superior los valores de test de Wilks y en la mitad inferior *p*-valor corregidos por Holm. Resaltado en negritas los valores significativos.

**Tablas A4.5.16.** Valores del test de Wilks y *p*-valor resultantes de la comparación de pares de gremios sin tamaño del ensamble de Chaco Húmedo-1 y Chaco Húmedo-2.

Chaco Húmedo-1		Test de Wilks				
		frc	frs	inl	inr	pes
<i>p</i> -valor	frc		0,8286	0,8489	0,7766	0,9956
	frs	0,3238		0,9117	0,7816	0,9103
	inl	0,3743	0,5744		0,7410	0,8151
	inr	0,2193	0,2280	0,1656		0,7556
	pes	0,9744	0,5690	0,2934	0,1861	

Chaco Húmedo-2		Test de Wilks	
		inl	inr
<i>p</i> -valor	inl		0,7945
	inr	0,5627	

Referencias: frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; pes, pescador. En la mitad superior los valores de test de Wilks y en la mitad inferior *p*-valor corregidos por Holm. Resaltado en negritas los valores significativos.

**Tabla A4.5.17.** Valores del test de Wilks y *p*-valor resultantes de la comparación de pares de gremios sin tamaño del ensamble de Chaco Seco.

Chaco Seco		Test de Wilks	
		inl	inr
<i>p</i> -valor	inl		0,4725
	inr	0,3248	

Referencias: frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; pes, pescador. En la mitad superior los valores de test de Wilks y en la mitad inferior *p*-valor corregidos por Holm. Resaltado en negritas los valores significativos.

**Tabla A4.5.18.** Valores del test de Wilks y *p*-valor resultantes de la comparación de pares de gremios sin tamaño del ensamble de Esteros del Iberá.

Esteros del Iberá		Test de Wilks			
		frs	inl	inr	pes
<i>p</i> -valor	frs	0,5915	0,5243	0,5907	
	inl	0,0556		0,8608	0,9338
	inr	0,0287	0,4385		0,9486
	pes	0,0553	0,6863	0,7482	

Referencias: frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; pes, pescador. En la mitad superior los valores de test de Wilks y en la mitad inferior *p*-valor corregidos por Holm. Resaltado en negritas los valores significativos.

**Tablas A4.5.19.** Valores del test de Wilks y *p*-valor resultantes de la comparación de pares de gremios sin tamaño de los ensambles de Paranaense-1 y Paranaense-2.

Paranaense-1		Test de Wilks			
		frc	frs	inl	inr
<i>p</i> -valor	frc	0,2661	0,6400	0,7554	
	frs	0,0097		0,9121	0,7926
	inl	0,2098	0,7247		0,7067
	inr	0,3747	0,4433	0,2968	

Paranaense-2		Test de Wilks			
		frc	frs	inl	inr
<i>p</i> -valor	frc	0,4583	0,8572	0,9253	
	frs	0,0651		0,9541	0,9074
	inl	0,5832	0,8483		0,8894
	inr	0,7622	0,7117	0,6635	

Referencias: frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido. En la mitad superior los valores de test de Wilks y en la mitad inferior *p*-valor corregidos por Holm. Resaltado en negritas los valores significativos.

**Tabla A4.5.20.** Fracciones únicas resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los PCAs sin tamaño del ensamble de Campos y Malezales.

Campos y Malezales		Fracción única 1			
		frs	inl	inr	ins
Fracción única 2	frs	0,9683	1	1	
	inl	1		0,9072	0,9995
	inr	1	0,7960		1
	ins	1	0,9990	18	

Referencias: frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto. En la mitad superior los valores de la fracción única 1 y en la mitad inferior los de la fracción única 2, Resaltado en verde el valor de mayor fracción única distinta de 1 y en salmón el de menor valor.

**Tablas A4.5.21.** Fracciones únicas resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los PCAs sin tamaño del ensamble de Chaco Húmedo-1 y Chaco Húmedo-2.

Chaco Húmedo-1		Fracción única 1						
		frc	frs	inl	inr	Ins	pes	san
Fracción única 2	frc		0,6123	1	1	1	1	1
	frs	1		1	1	0,9297	1	1
	inl	1	0,8888		0,8496	0,9996	1	1
	inr	1	0,9996	0,9640		0,9930	0,9999	1
	ins	1	1	0,9939	0,9693		0,9999	1
	pes	1	1	1	1	0,999		1
	san	1	1	1	1	1	1	

Chaco Húmedo-2		Fracción única 1				
		car	frs	inl	Inr	san
Fracción única 2	car		1	1	1	1
	frs	1		0,9983	1	1
	Inl	1	0,9997		0,8186	1
	Inr	1	1	0,9022		1
	san	1	1	1	1	

Referencias: frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto; san, sanguívoros; pes, pescador; car, carnívoro. En la mitad superior los valores de la fracción única 1 y en la mitad inferior los de la fracción única 2, Resaltado en verde el valor de mayor fracción única distinta de 1 y en salmón el de menor valor.

**Tabla A4.5.22.** Fracciones únicas resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los PCAs sin tamaño del ensamble de Chaco Seco.

Chaco Seco		Fracción única 1			
		inl	inr	pes	san
Fracción única 2	inl		0,9371	0,9669	1
	inr	0,8938		1	1
	pes	0,6251	1		1
	san	1	1	1	

Referencias: car, carnívoro; frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto; nec, nectarívoro; san, sanguívoros; omn, omnívoro; pes, pescador. En la mitad superior los valores de la fracción única 1 y en la mitad inferior los de la fracción única 2, Resaltado en verde el valor de mayor fracción única distinta de 1 y en salmón el de menor valor.

**Tabla A4.5.23.** Fracciones únicas resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los PCAs sin tamaño del ensamble de Esteros del Iberá.

Esteros del Iberá		Fracción única 1				
		frs	inl	inr	pes	san
Fracción única 2	frs		0,9538	0,9996	0,9997	1
	inl	0,8501		0,8784	0,9908	1
	inr	0,9901	0,8706		1	1
	pes	0,9819	0,7726	1		1
	san	1	1	1	1	

Referencias: frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; san, sanguívoros; pes, pescador. En la mitad superior los valores de la fracción única 1 y en la mitad inferior los de la fracción única 2, Resaltado en verde el valor de mayor fracción única distinta de 1 y en salmón el de menor valor.

**Tablas A4.5.24.** Fracciones únicas resultantes del análisis de hipervolúmenes sobre los PCAs sin tamaño de los ensambles de Paranaense-1 y Paranaense-2.

Paranaense-1		Fracción única 1							
		car	frc	frs	inl	Inr	ins	omn	san
Fracción única 2	car		1	1	1	1	1	1	1
	frc	1		0,9728	0,9826	1	1	0,9988	1
	frs	1	0,9984		0,8689	0,9883	0,9884	0,9991	1
	inl	1	0,9945	0,3404		0,8727	0,9976	0,9955	1
	inr	1	1	0,7513	0,4599		1	1	1
	ins	1	1	0,0918	0,9640	1		1	1
	omn	1	0,9823	0,7880	0,7746	1	1		1
	san	1	1	1	1	1	1	1	

Paranaense-2		Fracción única 1							
		car	frc	frs	inl	inr	ins	nec	san
Fracción única 2	car		0,8711	0,5630	0,9268	1	1	1	1
	frc	0,9566		0,7401	0,8677	1	1	1	1
	frs	0,9951	0,9914		0,9209	1	1	0,9890	1
	inl	0,9980	0,9894	0,8087		0,9111	1	0,9505	1
	inr	1	1	1	0,6990		1	0,9937	1
	ins	1	1	1	1	1		1	1
	nec	1	1	0,9208	0,8529	0,9945	1		1
	san	1	1	1	1	1	1	1	

Referencias: car, carnívoro; frc, frugívoro de dosel; frs, frugívoro de sotobosque; inl, insectívoro de vuelo lento; inr, insectívoro de vuelo rápido; ins, insectívoro de vuelo mixto; nec, nectarívoro; san, sanguívoros; omn, omnívoro. En la mitad superior los valores de la fracción única 1 y en la mitad inferior los de la fracción única 2, Resaltado en verde el valor de mayor fracción única distinta de 1 y en salmón el de menor valor.

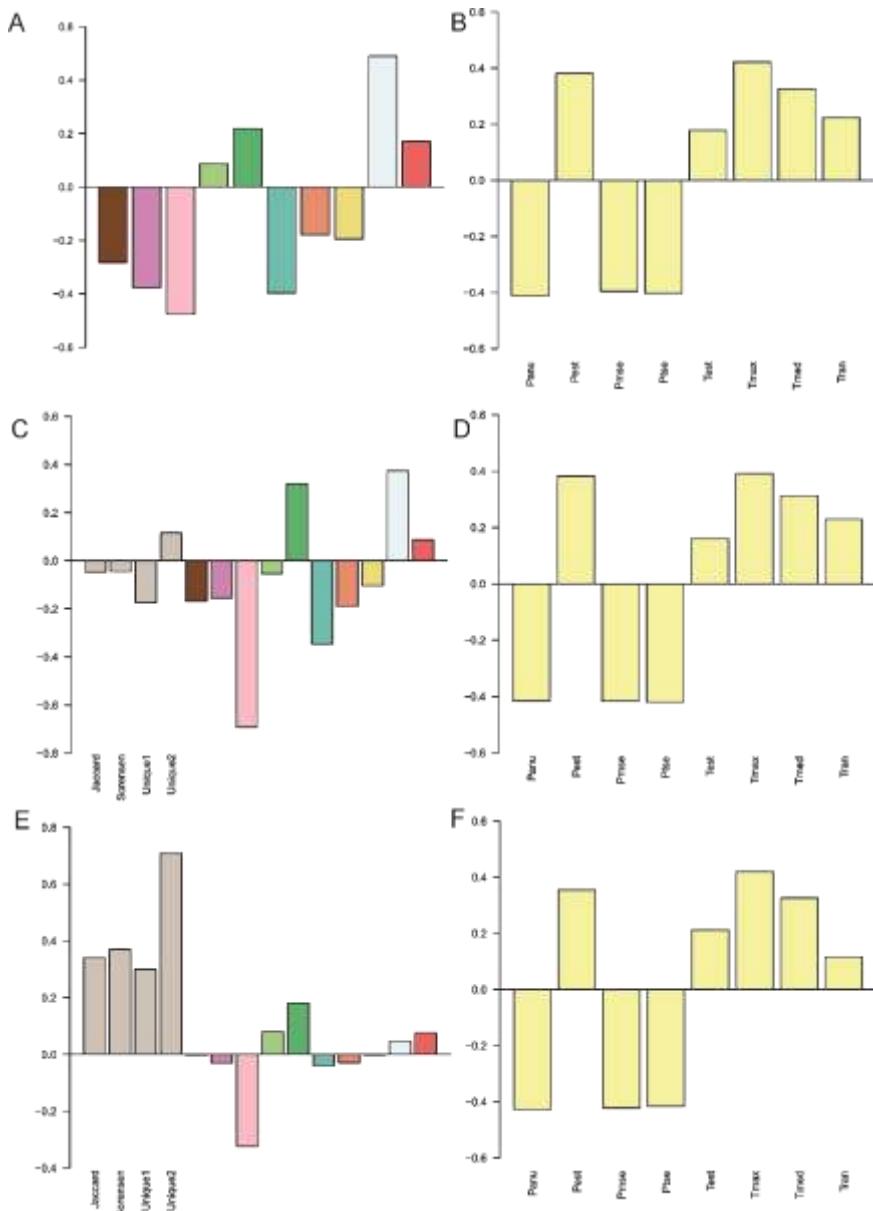
**Tabla A4.5.25.** Coeficientes de las variables del ecomorfoespacio (bloque 1) y ambientales (bloque 2) para los análisis de PLS con y sin tamaño,

		Prop de spp.	Vol del gremio	
			CT	ST
bloque 1	<b>frs</b>	-0,4767	-0,6923	-0,3236
	<b>ins</b>	-0,3963	-0,3469	-0,0395
	<b>frc</b>	-0,3765	-0,1554	-0,0304
	<b>car</b>	-0,2821	-0,1685	-0,0022
	<b>omn</b>	-0,1946	-0,1034	-0,0019
	<b>nec</b>	-0,1784	-0,1894	-0,0285
	<b>inl</b>	0,0877	-0,0534	0,0810
	<b>san</b>	0,1710	0,0863	0,0765
	<b>inr</b>	0,2191	0,3206	0,1805
	<b>pes</b>	0,4896	0,3744	0,0465
	<b>Jaccard</b>		-0,0484	0,3405
	<b>Sørensen</b>		-0,0448	0,3695
	<b>Unique 1</b>		-0,1740	0,2994
bloque 2	<b>Unique 2</b>		0,1158	0,7090
	<b>Panu</b>	-0,4119	-0,4149	-0,4276
	<b>Ptse</b>	-0,4026	-0,4205	-0,4154
	<b>Pmse</b>	-0,3961	-0,4165	-0,4217
	<b>Test</b>	0,1789	0,1616	0,2119
	<b>Tran</b>	0,2239	0,2298	0,1171
	<b>Tmed</b>	0,3262	0,3135	0,3256
	<b>Pest</b>	0,3810	0,3836	0,3545
	<b>Tmax</b>	0,4216	0,3914	0,4202

Referencias: CT, con tamaño; ST, sin tamaño; Prop de spp., proporciones de especies. En bloque 1: Vol del gremio, volumen de cada gremio (car: carnívoro, frc: frugívoro de dosel, frs: frugívoro de sotobosque, inl: insectívoro de vuelo lento, inr: insectívoro de vuelo rápido, ins: insectívoro de vuelo mixto, nec: nectarívoro, san: sanguívoro, omn: omnívoro, pes: pescador); Jaccard, Coeficiente de Jaccard; Sørensen, Coeficiente de Sørensen; Unique 1, Fracción única 1; Unique 2, Fracción única 2. En bloque 2: Panu, precipitación anual; Pest, estacionalidad de lluvias; Pmse, precipitación del mes más seco; Ptse, precipitación del trimestre más seco; Tmed, temperatura media anual; Test, estacionalidad de la temperatura; Tran, rango de la temperatura anual; Tmax, temperatura máxima del mes más cálido.

## Apéndice 4.6. Figuras supplementarias análisis de PLSs

Gráficos de cargas resultantes de los análisis de PLSs realizados entre variables del ecomorfoespacio y climáticas.



**Fig. 4.6.1** Coeficientes individuales de los vectores de PLSs de relación entre variables del ecomorfoespacio y ambientales. Análisis con proporciones de especies: A, bloque 1- proporción de especies. Análisis con variables morfológicas: C, bloque 1- variables del ecomorfoespacio CT, E, bloque 1- variables del ecomorfoespacio-ST. Para todos los análisis: B, D y F, bloque 2- variables climáticas. Referencias: Panu: precipitación anual (mm); Pest: estacionalidad de lluvias; Pmse: precipitación del mes más seco (mm); Ptse: precipitación del trimestre más seco (mm); Tmed: temperatura anual media ( $^{\circ}\text{C}$ ); Test: estacionalidad de la temperatura; Tran: rango de temperatura anual; Tmax: temperatura máxima del mes más cálido ( $^{\circ}\text{C}$ ); nro spp, número de especies; Jaccard, resultados de coeficientes de Jaccard; Sørensen, resultados de coeficientes de Sørensen, Unique1, cálculos de fracción única 1; Unique2, cálculos de fracción única 2. Las barras de colores indican los volúmenes para cada gremio: ■ carnívoro, □ frugívoro de altura, ▨ frugívoro de sotobosque, ■ insectívoro de vuelo rápido, ■ insectívoro de vuelo lento, ■ insectívoro de vuelo mixto, ■ nectarívoro, ■ omnívoro, ■ pescador y ■ sanguívoro.

## LITERATURA CITADA

---

- Abrams P.** 1983. The theory of limiting similarity. Annual review of ecology and systematics, 14: 359-376.
- Adams D.C., Rohlf F.J., & Slice D.E.** 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution', Italian Journal of Zoology, 71: 5-16.
- Adams D.C., Rohlf F.J., & Slice D.E.** 2013. Field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century, *Hystrix*, the Italian Journal of Mammalogy, 24: 7-14.
- Adams D.M., Nicolay, C., & Wilkinson, G.S.** 2020. Patterns of sexual dimorphism and mating systems. Phyllostomid bats: a unique mammalian radiation, Chicago University Press, Chicago, USA, 221-236.
- Aguiar L., & Marinho-Filho, J.** 2007. Bat frugivory in a remnant of Southeastern Brazilian Atlantic forest. *Acta Chiropterologica*, 9(1): 251-260.
- Aguirre L.F.** 2002. Structure of a Neotropical savanna bat community, *Journal of Mammalogy*, 83: 775-784.
- Aguirre, L.F., Hanagarth, W., & de Urioste, R.** 1996. Mamíferos del Refugio de Vida Silvestre Espíritu, Dpto. Beni, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 28: 29-44.
- Aguirre, L.F., Herrel, A., van Damme, R., & Mathyssen, E.** 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community, *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 269: 1271-1278.
- Aguirre, L.F., Herrel, A., van Damme, R., & Matthysen, E.** 2003. The implications of food hardness for diet in bats, *Function, Ecology*, 17: 201-212.
- Aldridge H.D.** 1987. Turning flight of bats. *Journal Experimental Biology*, 128: 419-25.
- Aldridge, H.D., & Rautenbach, I.L.** 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats, *Journal of Animal Ecology* 56: 763-778.
- Alexander R.M.** 1985. Body support, scaling and allometry. In: Hildebrand M., & Wake, D.B. (eds.), *Functional Vertebrate Morphology*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 27-37 pp.
- Altenbach J.S.** 1979. Locomotor morphology of the vampire bat, *Desmodus rotundus*. American Society of Mammalogists, Special Publication 6.
- Altringham, J.D.** 1996. Bats: biology and behaviour. Oxford University Press, London, United Kingdom, 262 pp.
- Amador, L.I., Giannini, N.P., Simmons, N.B., & Abdala, V.** 2018. Morphology and evolution of sesamoid elements in bats (Mammalia: Chiroptera). *American Museum Novitates*, 2018 (3905): 1-40.
- Amador, L.I., Almeida, F.C., & Giannini, N.P.** 2020. Evolution of traditional aerodynamic variables in bats (Mammalia: Chiroptera) within a comprehensive phylogenetic framework. *Journal of Mammalian Evolution*, 27(3): 549-561.
- Amanto, L., Rodríguez A., & Romano, M.** 2022. Argentina / A-AR-017: San Sebastián. In: Barquez, R.M., Aguirre, L.F., Nassar, J.M., Burneo, S.F., Mancina, C.A., & Díaz, M.M., (Eds.),

Áreas y sitios de importancia para la conservación de los murciélagos en Latinoamérica y el Caribe. RELCOM, Yerba Buena, Tucumán, Argentina, 225 pp.

**Anderson, S.C., & Ruxton, G.D.** 2020. The evolution of flight in bats: a novel hypothesis. *Mammal Review*, 50(4): 426-439.

**Andrade, T.Y., Thies, W., Rogeri, P.K., Kalko, E.K., & Mello, M.A.** 2013. Hierarchical fruit selection by Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 94(5): 1094-1101.

**Arbour, J.H., & Brown, C.M.** 2014. Incomplete specimens in geometric morphometric analyses. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 16-26. doi: 10.1111/2041-210X.12128.

**Argoitia, M.A., Cajade, R., Piñeiro, J., & Teta, P.** 2019. Nuevas localidades y notas sobre la historia natural de los murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae, Vespertilionidae y Molossidae) de la provincia de Corrientes, Argentina, *Notas sobre Mamíferos Sudamericanos* 12: 1-11.

**Argoitia, M.A., Cuaranta, P., & Barquez, R.M.** 2021.a. First record of *Cynomops planirostris* (Peters, 1866) (Chiroptera, Molossidae) in Corrientes province, Argentina, *Check List* 17: 683-681.

**Argoitia, M.A., & Collett, M.** 2021.b. Bats in wetlands: composition and structure of assemblage in Reserva Natural Don Luis, Esteros del Iberá, Argentina, *Mammalia*, 333-354 pp.

**Argoitia, M.A., Cajade, R., Hernando, A.B., & Teta, P.** 2021.c. Bat (Mammalia: Chiroptera) biodiversity in a subtropical inselberg ecosystem of Northeastern Argentina, *Revista de Biología Tropical*, 69(2): 379-390.

**Argoitia, M.A., Cajade, R., Teta, P., Pautasso, A.A., Piñeiro, J.M., & Hernando, A.B.** 2022. Argentina / A-AR-007: Paraje Tres Cerros. In: Barquez, R.M., Aguirre, L.F., Nassar, J.M., Burneo, S.F., Mancina, C.A., & Díaz, M.M., (Eds.), Áreas y sitios de importancia para la conservación de los murciélagos en Latinoamérica y el Caribe. RELCOM, Yerba Buena, Tucumán, Argentina, 215 pp.

**Arita H.T.** 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *Journal of Animal Ecology*, 83-97.

**Arita, H.T., & Fenton, M.B.** 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(2): 53-58.

**Arnold S.J.** 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23(2): 347-361.

**Autino, A.G., & Barquez, R.M.** 1994. Patrones reproductivos y alimenticios de dos especies simpátricas del género *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Mastozoología Neotropical*, 1: 73-80.

**Autino, A.G., Claps, G.L., Sánchez, M.S., & Barquez, R.M.** 2009. New records of bat ectoparasites (Diptera, Hemiptera and Siphonaptera) from northern Argentina. *Neotropical entomology*, 38(2): 165-177.

**Bahlman, J.W., Price-Waldman, R.M., Lippe, H.W., Breuer, K. S., & Swartz, S. M.** 2016. Simplifying a wing: diversity and functional consequences of digital joint reduction in bat wings. *Journal of anatomy*, 229(1): 114-127.

**Barbero S.** 2021. Una aproximación ecomorfológica al estudio del aparato masticatorio en los roedores Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) y su relación con la dieta (Tesis de Doctorado), Universidad de Buenos Aires, Argentina, 289 pp.

- Barbero, S., Teta, P., & Cassini, G.H.** 2021. A comprehensive review of dietary strategies of sigmodontine rodents of central-eastern Argentina: linking diet, body mass, and stomach morphology. Canadian Journal of Zoology, 99(10): 885-901.
- Barclay, R.M., & Brigham, R.M.** 1991. Prey detection, dietary niche breadth, and body size in bats: why are aerial insectivorous bats so small?. The American Naturalist, 137(5): 693-703.
- Barquez, R.M.** 2004. Murciélagos (Chiroptera-Mamalia) de la Mesopotamia Argentina, Miscelánea (INSUGEO) 12: 369-378.
- Barquez, R.M., Mares, M.A., & Braun, J.K.** 1999. Bats of Argentina, Special Publications, Lubbock, USA: Museum of Texas Tech University and the Oklahoma Museum of Natural History.
- Barquez, R.M., Sánchez, M.S., & Sandoval, M.L.** 2011. Nuevos registros de murciélagos (Chiroptera) en el norte de Argentina, Mastozoología Neotropical, 18(1): 11-24.
- Barquez, R.M., Díaz, M.M., Montani, M.E., & Pérez, M.J.** 2020. Nueva guía de los Murciélagos de Argentina, Publicación especial N° 3, Tucumán, Argentina: Programa de Murciélagos de Argentina (PCMA).
- Barr W.A.** 2018. Ecomorphology. In Croft, D.A., Su, D.F., & Simpson, S.W., (Eds.), Methods in Paleoecology. Springer, Cham, Alemania, 339-349 pp. doi: 10.1007/978-3-319-94265-0\_15.
- Birch J.M.** 1997. Comparing wing shape of bats: the merits of principal-components analysis and relative-warp analysis. Journal of Mammalogy, 78(4): 1187-1198.
- Blonder, B., & Harris, D.J.** 2019. Hypervolume: high dimensional geometry and set operations using kernel density estimation, support vector machines, and convex hulls. Paquete de R, versión 2.0.12. <https://cran.r-project.org/web/packages/hypervolume/index.html>
- Bodmer R.E.** 1989. Ungulate biomass in relation to feeding strategy within Amazonian forest. Oecologia, 81: 547-550. <https://doi.org/10.1007/BF00378967>
- Bock W.J.** 1990. From Biologische Anatomie To Ecomorphology. Netherlands Journal of Zoology, 40: 254–277. doi: 10.1163/156854289X00291.
- Bock W.J.** 1994. Concepts and methods in ecomorphology. Journal of Biosciences, 19: 403-413. doi: 10.1007/BF02703177.
- Bock, W.J., & Von Wahlert, G.** 1965. Adaptation and the form-function complex. Evolution, 269-299.
- Bonaccorso F.J.** 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences, 24: 359-408.
- Bookstein F.L.** 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. Statistical science, 1(2): 181-222.
- Boyles, J.G., Storm J.J., & Brack V. Jr.** 2008. Thermal benefits of clustering during hibernation: a field test of competing hypotheses on *Myotis sodalis*. Functional Ecology, 22: 632-636.
- Braun, J.K., Layman, Q.D., & Mares, M.A.** 2009. *Myotis albescens* (Chiroptera: Vespertilionidae). Mammalian Species, (846): 1-9.
- Brigham, R.M., Aldridge, H.D., & Mackey, R.L.** 1992. Variation in habitat use and prey selection by Yuma bats, *Myotis yumanensis*. Journal of Mammalogy, 73(3): 640-645.
- Buckley, L.B., Davies, T.J., Ackerly, D.D., Kraft, N.J.B., Harrison, S.P., Anacker, B.L., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Grytnes, J., Hawkins, B.A., McCain, C.M., Stephens P.R., &**

- Wiens J.J.** 2010. Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. Proceedings of the Royal Society Lond B, 277: 2131-2138.
- Bullen, R.D., & McKenzie, N.L.** 2004. Bat flight-muscle mass: implications for foraging strategy. Australian Journal of Zoology, 52(6): 605-622.
- Burkart, R., Bárbaro, N.O., Sánchez, R.O., & Gómez, D.A.** 1999. Eco-regiones de la Argentina, Buenos Aires, Argentina: Presidencia de la Nación-Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable-Administración de Parques Nacionales.
- Camargo, N.F.D., & de Oliveira, H.F.** 2012. Sexual dimorphism in *Sturnira lilium* (Chiroptera, Phyllostomidae): can pregnancy and pup carrying be responsible for differences in wing shape?. Plos one, 7(11): e49734.
- Canals, M., Grossi B., Iriarte-Díaz J., & Veloso, C.** 2005. Biomechanical and ecological relationships of wing morphology of eight Chilean bats. Revista Chilena de Historia Natural, 78(2): 215-227.
- Cardini, A., & Polly, P.D.** 2013. Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. Nature Communications, 4: 2458
- Carvalho F., Fabián, M.E. & Mendonça, R.Á.** 2009.a. Nota sobre el consumo de frutos de *Billbergia zebrina* (Bromeliaceae) por *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae) en el sur de Brasil. Quirópteros Neotropicales, 15(2): 482-486.
- Carvalho F., Zocche, J.J. & Mendonça, R.Á.** 2009.b. Morcegos (Mammalia, Chiroptera) em restinga no município de Jaguaruna, sul de Santa Catarina, Brasil. Biotemas, 22(3): 193-201.
- Case, T.J., & Sidell, R.** 1983. Pattern and chance in the structure of model and natural communities. Evolution, 832-849.
- Cassini G.H.** 2013. Skull geometric morphometrics and paleoecology of Santacrucian (late early Miocene; Patagonia) native ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata). Ameghiniana, 50(2), 193-216.
- Cassini, G.H., & Toledo, N.** 2021. An ecomorphological approach to craniomandibular integration in neotropical deer. Journal of Mammalian Evolution, 28(1): 111-123.
- Cassini, G.H., Vizcaíno, S.F., & Bargo, M.S.** 2012. Body mass estimation in early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. Journal of Zoology, 287: 53-64.
- Cassini, G.H., Muñoz, N.A., & Vizcaíno, S.F.** 2017. Morphological Integration of Native South American Ungulate Mandibles. A Tribute to D'Arcy Thompson in the Centennial of "On Growth and Form". Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina, 17: 58-74. doi: 10.5710/peapa.07.12.2017.253.
- Cassini, G.H., Toledo, N., & Vizcaíno, S.F.** 2021. Form-Function Correlation Paradigm in Mammalogy. A Tribute to Leonard B. Radinsky (1937-1985). Journal of Mammalian Evolution, 28: 1-5. doi: 10.1007/s10914-020-09528-3.
- Chen, P.T., Joshi, S.P., Swartz, S., Breuer, K., & Reich, G.W.** 2014. Bat-inspired flapping flight. In 22nd AIAA/ASME/AHS Adaptive Structures Conference, 1120 p.
- Cheney, J.A., Konow, N., Middleton, K.M., Breuer, K.S., Roberts, T.J., Giblin, E.L., & Swartz, S.M.** 2014. Membrane muscle function in the compliant wings of bats Bioinspiration & Biomimetics, 9: 025007.

- Cheney, J.A., Allen, J.J., & Swartz, S.M.** 2017. Diversity in the organization of elastin bundles and intramembranous muscles in bat wings Journal of Anatomy, 230: 510-23.
- Clare, E.L., Goerlitz, H.R., Drapeau, V.A., Holderied, M.W., Adams, A.M., Nagel, J., Dumont, E. R., Herbert, P.D.N & Fenton, M.B.** 2014. Trophic niche flexibility in *Glossophaga soricina*: how a nectar seeker sneaks an insect snack. Functional Ecology, 28(3): 632-641.
- Clavel, J., Escarguel, G., & Merceron, G.** 2015. mvMORPH: an R package for fitting multivariate evolutionary models to morphometric data. Methods in Ecology and Evolution, 6(11): 1311-1319.
- Clavel, J., Aristide, L., & Morlon, H.** 2019. A Penalized Likelihood framework for high-dimensional phylogenetic comparative methods and an application to new-world monkeys brain evolution. Systematic Biology, 68(1): 93-116.
- Clavel, J., & Morlon, H.** 2020. Reliable phylogenetic regressions for multivariate comparative data: illustration with the MANOVA and application to the effect of diet on mandible morphology in phyllostomid bats. Systematic Biology, 69(5): 927-943.
- Cody, M.L., MacArthur, R.H., & Diamond, J.M.** 1975. Ecology and evolution of communities. Harvard University Press.
- Collett, M.J., & D'Occhio, M.** 2020. First record of *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766) (Chiroptera, Phyllostomidae) in the province of Corrientes, Argentina. Check List, 16: 1115.
- Collett, M.J., & Argoitia, M.A.** 2022. Argentina / A-AR-012: Don Luis. In: Barquez, R.M., Aguirre, L.F., Nassar, J.M., Burneo, S.F., Mancina, C.A., & Díaz, M.M., (Eds.), Áreas y sitios de importancia para la conservación de los murciélagos en Latinoamérica y el Caribe. RELCOM, Yerba Buena, Tucumán, Argentina, 220 pp.
- Cook M.V.** 2013. Chapter 8 Manoeuvrability. In Cook, M.V., (Ed.), Flight Dynamics Principles (3rd Ed.), Butterworth-Heinemann, 219-241, ISBN 9780080982427, <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-098242-7.00008-0>.
- Crome, F.H.J., & Richards, G.C.** 1988. Bats and gaps: microchiropteran community structure in a Queensland rain forest. Ecology, 69(6): 1960-1969.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guégan, J.F., Hawkins B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T., O'Brien, E., & Turner, J.R.G.** 2004. Predictions and tests of climatebased hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. Ecology Letters, 7: 1121-1134.
- Davis, J.S., Nicolay, C.W., & Williams, S.H.** 2010. A comparative study of incisor procumbency and mandibular morphology in vampire bats. Journal of morphology, 271(7): 853-862.
- de Carvalho M.C.** 2008. Frugivoría por murciélagos en Bosque Estacional Semicaducifolio: dieta, riqueza de especies y germinación de semillas tras su paso por el sistema digestivo.
- de Lima Faustino, C., Dias, R.M., Ferreira, S.R., & Ortêncio Filho, H.** 2020. Frugivorous bat (Chiroptera: Phyllostomidae) community structure and trophic relations in Atlantic Forest fragments. Acta Scientiarum. Biological Sciences, 43: e52030-e52030.
- de Mendiburu F.** 2021. agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research. R package version 1.3-5. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>.
- Denslow, J.S., Moermond T.C., & Levey, D.J.** 1986. Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs. In Estrada, A., & Fleming, T.H., (Ed.), Frugivores and seed dispersal in the tropics. The Hague. (The Netherlands): Junk Publishers, 37-44 pp.

- Denzinger, A., Tschapka, M., & Schnitzler, H.U.** 2018. The role of echolocation strategies for niche differentiation in bats. Canadian Journal of Zoology, 96(3): 171-181.
- Di Benedetto, I.M.D., Autino, A.G., González, C.A., & Argoitia, M.A.** 2017. *Propicimex tucmatiani* (Wygodzinsky, 1951) (Hemiptera, Cimicidae, Cimicinae): A new bat ectoparasite for the Corrientes province, Argentina.
- Díaz, M.M., Solari, S., Gregorin, R., Aguirre, L.F., & Barquez, R.M.** 2021. Clave de identificación de los murciélagos neotropicales. Publicación especial N° 4, Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina (PCMA), Tucumán, Argentina, 132 pp.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., García Marquéz, J.R., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., & Lautenbach, S.** 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. Ecography, 36: 27-46. doi: 10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x.
- Drake J.A.** 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? Trends Ecology and Evolution, 5: 159-164.
- Drake, A.G., & Klingenberg, C.P.** 2008. The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 275: 71-76. doi: 10.1098/rspb.2007.1169.
- Dryden, I.L., & Mardia, K.V.** 1998. Statistical analysis of shape. Wiley, Chichester, U.K
- Dumont E.R.** 1997. Cranial shape in fruit, nectar, and exudate feeders: implications for interpreting the fossil record. American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists, 102(2): 187-202.
- Dumont E.R.** 1999. The effect of food hardness on feeding behaviour in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. Journal of Zoology, 248(2): 219-229.
- Dumont E.R.** 2003. Bats and fruit: an ecomorphological approach. in Kunz, T.H., & Fenton, M.B. (Eds.). Bat ecology. University of Chicago Press, Chicago, 398-429 pp.
- Dumont E.R.** 2005. Bats and Fruit: an ecomorphological approach. Bats Ecology.
- Dumont E.R.** 2007. Feeding mechanisms in bats: variation within the constraints of flight. Integrative and Comparative Biology, 47(1): 137-146.
- Dumont E.R., Herrel, A., Medellin, R.A., Vargas-Contreras, J.A., & Santana, S.E.** 2009. Built to bite: cranial design and function in the wrinkle-faced bat. Journal of Zoology, 279(4): 329-337.
- Dumont, E.R., Davalos, L.M., Goldberg, A., Santana, S.E., Rex, K., & Voigt, C.C.** 2011. Morphological innovation, diversification and invasion of a new adaptive zone. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 279(1734): 1797-1805.
- Easterla, D.A., & Whitaker, Jr., J.O.** 1972. Food habits of some bats from Big Bend National Park, Texas. Journal of Mammalogy, 53: 887-890.
- Ercoli, M.D., & Prevosti, F.J.** 2011. Estimación de masa de las especies de Sparassodonta (Mammalia, Metatheria) de la edad Santacrucense (Mioceno temprano) a partir del tamaño del centroide de los elementos apendiculares: inferencias paleoecológicas. Ameghiniana, 48: 462-479.
- Erickson, G.M., Lappin, A.K., & Vliet, K.A.** 2003. The ontogeny of bite-force performance in American alligator (*Alligator mississippiensis*). Journal of Zoology, 260(3): 317-327.

- Faure, P.A., & Barclay, R.M.R.** 1994. Substrate-gleaning versus aerial-hawking: plasticity in the foraging and echolocation behavior of the long-eared bat, *Myotis evotis*. Journal of Comparative Physiology A, 174(5): 651-660.
- Fauth, J.E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits Jr., W.J., Van Buskirk, J., & McCollum, S.A.** 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. The American Naturalist, 147(2): 282-286.
- Felsenstein J.** 1985. Phylogenies and the comparative method. The American Naturalist, 125(1): 1-15.
- Fenton M.B.** 1985. The feeding behavior of insectivorous bats: echolocation, foraging strategies, and resource partitioning, Transvaal Museum Bulletin, 21: 5-16.
- Fenton, M.B., & Bogdanowicz, W.** 2002. Relationships between external morphology and foraging behavior: bats in the genus *Myotis*. Canadian Journal of Zoology, 80(6): 1004-1013.
- Fenton, M.B., Rautenbach I.L., Rydell J., Arita H.T., Ortega J., Bouchard S., Hovorka M.D., Lim B., Odhrun D., Portfors C.V., Scully W.M., & Vonhof M.J.** 1998. Emergence, echolocation, diet and foraging behavior of *Molossus ater* (Chiroptera: Molossidae). Biotropica, 30: 314-320.
- Fernandez Blanco, M.V., Cassini, G.H., & Bona P.** 2018. Skull ontogeny of extant caimans: a three-dimensional geometric morphometric approach, Zoology 129: 69-81. doi: 10.1016/j.zool.2018.06.003.
- Fick S.E., & Hijmans, R.J.** 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology, 37:4302-4315. doi: 10.1002/joc.5086.
- Findley, J.S., & Black, H.** 1983. Morphological and dietary structuring of a Zambian insectivorous bat community. Ecology, 64(4): 625-630.
- Findley, J.S., Studier, E.H., & Wilson, D.E.** 1972. Morphologic properties of bat wings. Journal of Mammalogy, 53(3): 429-444.
- Fleming T.H.** 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. In Ecology of bats, Springer, Boston, MA, 287-325 pp.
- Fleming T.H.** 1986.a. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. In Estrada, A., & Fleming, T.H., (Eds.), (1986), Frugivores and Seed Dispersal, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 105-118 pp.
- Fleming T.H.** 1986.b. The structure of Neotropical bat communities: a preliminary analysis. Revista Chilena de Historia Natural, 59(13): 19 5-1.
- Fleming T.H.** 2005. The relationship between species richness of vertebrate mutualists and their food plants in tropical and subtropical communities differs among hemispheres. Oikos, 111(3): 556-562.
- Fleming, T.H., Dávalos, L.M., & Mello, M.A.** (Eds.). 2020. Phyllostomid bats: a unique mammalian radiation. University of Chicago Press.
- Fox, J., & Weisberg, S.** 2011. Multivariate linear models in R. An R Companion to Applied Regression. Los Angeles: Thousand Oaks.
- Freeman P.W.** 1979. Specialized insectivory: beetle-eating and moth-eating molossid bats. Journal of Mammalogy, 60(3): 467-479.

- Freeman P.W.** 1981.a. A multivariate study of the family Molossidae (Mammalia: Chiroptera): morphology, ecology, evolution, *Fieldiana Zoology*, 7: 1-173.
- Freeman P.W.** 1981.b. Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *Journal of Mammalogy*, 62(1): 166-173.
- Freeman P.W.** 1984. Functional cranial analysis of large animalivorous bats (Microchiroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 21(4): 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.** 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 56(3): 439-463.
- Freeman P.W.** 1998. Form, function, and evolution in skulls and teeth of bats. In Kunz, T.H., & Racey, P.A., (Eds.), *Bat Biology and Conservation*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 140-156 pp.
- Freeman P.W.** 2000. Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny, *Evolutionary Ecology Research*, 2: 317-335.
- Flombaum, P., & Sala, O.** 2011. Efectos de la biodiversidad sobre el funcionamiento de los ecosistemas. *Conservación Biológica: Perspectivas Desde América Latina*. Chile, Editorial Universitaria, 196 pp. ISBN: 978-956-11-2309-6.
- Frost, S.R., Marcus, L.F., Bookstein, F.L., Reddy, D.P., & Delson, E.** 2003. Cranial allometry, phylogeography, and systematics of largebodied papionins (Primates: Cercopithecinae) inferred from geometric morphometric analysis of landmark data. *Anatomical Record -Part A Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 275: 1048-1072.
- Gamboa Alurralde, S., & Díaz, M.** 2021. Diet of arthropodophagous bats (Mammalia, Chiroptera) from northwestern Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 93.
- Gager, Y., Tarland E., Lieckfeldt D., Ménage M., Botero-Castro F., Rossiter S.J., Kraus R.H.S., Ludwig A., & Dechmann D.K.N.** 2016. The value of molecular vs. morphometric and acoustic information for species identification using sympatric molossid bats. *PLoS One* 11: e0150780.
- Gardiner, J.D., Dimitriadis, G., Codd, J.R., & Nudds, R.L.** 2011. A potential role for bat tail membranes in flight control. *PLoS One*, 6(3): e18214.
- Garland Jr, T., Dickerman, A.W., Janis, C.M., & Jones, J.A.** 1993. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Systematic Biology*, 42(3): 265-292.
- Gaudioso, P.J., Díaz, M.M., & Barquez, R.M.** 2017. Morphology of the axial skeleton of seven bat genera (Chiroptera: Phyllostomidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 89(3 S): 2341-2358.
- Gaudioso, P.J., Martínez, J.J., Díaz, M.M., & Barquez, R.M.** 2020. Evolution of scapula shape and size in Chiroptera (Mammalia). *Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research*, 58(4): 1374-1394.
- Gaudioso, P.J., Pérez, M.J., Barquez, R.M., Arroyo-Cabralles, J., & Díaz, M.M.** 2022. Morphology of the hand skeleton of bats of the genus *Noctilio* (Noctilionidae: Chiroptera). *Zoologischer Anzeiger*, 300: 65-74.
- Gautier-Hion, A., Hecketsweiler, P., Sourd, C., Thiollay, J. M., Rousilhon, C., Quris, R., Decoux, J.P., Dubost, G., Duplantier, J.M., Erard, C., Emmons, L., Feer, F., & Moungazi, A.**

1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65(3): 324-337.

**Giannini N.P.** 1999. Selection of diet and elevation by sympatric species of *Sturnira* in an Andean rainforest, *Journal of Mammalogy*, 80: 1186-1195.

**Giannini N.P.** 2003. Canonical phylogenetic ordination. *Systematic Biology*, 52: 684-695.

**Giannini, N.P., & García-López, D.A.** 2014. Ecomorphology of mammalian fossil lineages: identifying morphotypes in a case study of endemic South American ungulates. *Journal of Mammalian Evolution*, 21(2): 195-212.

**Giannini, N.P., Abdala, F., & Flores, D.A.** 2004. Comparative postnatal ontogeny of the skull in *Dromiciops gliroides* (Marsupialia: Microbiotheriidae). *American Museum Novitates*, 3460: 1-17

**Giannini, N.P., Segura V., Giannini M.I., & Flores D.A.** 2010 A quantitative approach to the cranial ontogeny of the puma. *Mammalian Biology*, 75(6): 547-554. doi:<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.08.001>

**Giménez, A.L., & Giannini, N.P.** 2011. Morphofunctional and geographic segregation among species of lasiurine bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from the South American southern cone. *Mammalia*, 75: 173-179.

**Giménez, A.L. & Giannini, N.P.** 2016.a. Morphofunctional segregation in Molossid bats (Chiroptera: Molossidae) from the South American southern cone. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 27(2).

**Giménez, A.L., & Giannini, N.P.** 2016.b. The endemic Patagonian vespertilionid assemblage is a depauperate ecomorphological vicariant of species-rich neotropical assemblages. *Current Zoology*, 63: 495-505, [10.1093/cz/zow100](https://doi.org/10.1093/cz/zow100).

**Giménez, A.L., & Giannini, N.P.** 2017. Ecomorphological diversity in the Patagonian assemblage of bats from Argentina. *Acta Chiropterologica*, 19(2): 287-303.

**Glanz W.E.** 1982. The terrestrial mammal fauna of Barro Colorado Island: censuses and long-term changes. Leigh, E.G., Rand, A.S., & Windsor, D.M., (Eds.), *The Ecology of a Tropical Forest*. Washington: Smithsonian Institute Press, 239-251.

**Gonçalves, F., Munin, R., Costa, P., & Fischer, E.** 2007. Feeding habits of *Noctilio albiventris* (Noctilionidae) bats in the Pantanal, Brazil. *Acta Chiropterologica*, 9(2): 535-538.

**González J.G.** 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana* (ns), (73): 57-74.

**Goodall C.** 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 53(2): 285-321.

**Grant P.R.** 1986. Ecology and evolution of Darwin's finches. Princeton University Press, Princeton, N.J.

**Grant, B.R., & Grant, P.R.** 1989. Natural selection in a population of Darwin's finches. *American Naturalist* 133: 377-393.

**Greaves W.S.** 1985. The mammalian post orbital bar as a torsion-resisting helical strut. *Journal of Zoology*, (A) 207: 125-136.

**Greenhall A.M.** 1972. The biting and feeding habits of the vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Journal of Zoology*, 168(4): 451-461.

- Grindal, S.D., & Brigham, R.M.** 1999. Impacts of forest harvesting on habitat use by foraging insectivorous bats at different spatial scales. *Ecoscience*, 6(1): 25-34.
- Guillén-Servent, A., & Ibáñez, C.** 2007. Unusual echolocation behavior in a small molossid bat, *Molossops temminckii*, that forages near background clutter. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(10): 1599-1613.
- Handley, C.O., Jr.** 1966. Checklist of the mammals of Panama. In Wenzel, R.L., & Tipton, V.J., (Eds.), *Ectoparasites of Panama*. Field Museum of Natural History, Chicago. 753-795 pp.
- Handley C.O., Wilson, D.E., & Gardner, A.L.** 1991. Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 511: 333-354.
- Hedenström, A., & Johansson, L.C.** 2015. Bat flight: aerodynamics, kinematics and flight morphology. *The Journal of experimental biology*, 218(5): 653-663.
- Hedrick B.P.** 2021. Inter-and intraspecific variation in the *Artibeus* species complex demonstrates size and shape partitioning among species. *PeerJ*, 9: e11777.
- Heinonen Fortabat, S. & Chébez, J.C.** 1997. Los Mamíferos de los Parques Nacionales de la Argentina. LOLA, Buenos Aires.
- Heithaus, E.R., Fleming, T.H., & Opler, P.A.** 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56(4): 841-854.
- Hermanson, J.W., & Carter, G.G.** 2020. Vampire bats. Phyllostomid bats, a unique mammalian radiation. Fleming, T., Davalos, L., & Mello, M. (Eds.), 257-272.
- Herrel, A., & O'Reilly, J.C.** 2006. Ontogenetic scaling of bite force in lizards and turtles. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79(1): 31-42.
- Herrel, A., McBrayer, L.D., & Larson, P.M.** 2007. Functional basis for sexual differences in bite force in the lizard *Anolis carolinensis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91(1): 111-119.
- Herrera, M., L.G., Hobson, K.A., Manzo A.A., Estrada B.D., Sánchez-Cordero, V., & Méndez C.G.** 2001. The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: evaluating the use of stable isotope models 1. *Biotropica*, 33(3): 520-528.
- Hood C.S.** 2000. Geometric morphometric approaches to the study of sexual size dimorphism in mammals. *Hystrix*, 11: 77-90.
- Holderied, M.W., & Jones, G.** 2009. Flight dynamics. In Kunz, T.H., & Parsons, S., (Eds.), *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, (2nd Ed). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Md., 459-475 pp.
- Hollander, M., Wolfe, D.A., & Chicken, E.** 2013. *Nonparametric Statistical Methods*, (3ra Ed).
- Hooper, E.T., & Brown, J.H.** 1968. Foraging and breeding in two sympatric species of Neotropical bats, genus *Noctilio*. *Journal of Mammalogy*, 49(2): 310-312.
- Hopkins, S.S., & Davis, E.B.** 2009. Quantitative morphological proxies for fossoriality in small mammals. *Journal of Mammalogy*, 90(6): 1449-1460.
- Howell, D.J., & Burch, D.** 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Revista de Biología Tropical*, 21:281-294.

- Hsu J.S., Powell, J., & Adler, P.B.** 2012. Sensitivity of mean annual primary production to precipitation. *Global Change Biology*, 18: 2246-2255. doi: 10.1111/j.1365-2486.2012.02687.x.
- Huneman P.** 2006. Naturalising purpose: From comparative anatomy to the ‘adventure of reason’. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 37(4): 649-674.
- Husak, J.F., Kristopher Lappin, A., Fox, S.F., & Lemos-Espinal, J.A.** 2006. Bite-force performance predicts dominance in male venerable collared lizards (*Crotaphytus antiquus*). *Copeia*, 2006(2): 301-306.
- Huston M.A.** 1994. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hutchinson G.E.** 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 414-427.
- Hutchinson G.E.** 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The America Naturalist*, 93: 145-159.
- Idoeta F., Cajade, R., Piñeiro, J.M., Acosta, J.L., & Pautasso, A.A.** 2015. Primer registro de *Eumops bonariensis* (Chiroptera, Molossidae) para la provincia de Corrientes, Argentina: implicancias para la conservación de la biodiversidad del Paraje Tres Cerros. *Natura Neotropicalis*, 1: 41-50.
- Idoeta F.M.** 2018. Murciélagos de los “Campos y Malezales” de Argentina: aspectos taxonómicos, corológicos y ecológicos (Tesis de Doctorado), Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Ingala, M.R., Simmons, N.B., Wultsch, C., Krampus, K., Provost, K.L., & Perkins, S.L.** 2021. Molecular diet analysis of neotropical bats based on fecal DNA metabarcoding. *Ecology and Evolution*, 11(12): 7474-7491.
- Iriarte-Díaz J., Novoa, F.F., & Canals, M.** 2002. Biomechanic consequences of differences in wing morphology between *Tadarida brasiliensis* and *Myotis chiloensis*. *Acta Theriologica*, 47: 193-200.
- Iudica, C.A., & Bonaccorso, F.J.** 1997. Feeding of the bat, *Sturnira lilium*, on fruits of *Solanum riparium* influences dispersal of this pioneer tree in forests of northwestern Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 32(1): 4-6.
- Jacomassa, F.A., Bernardi, I.P., & Passos, F.D.C.** 2021. Seasonal diet variation, preferences and availability of resources consumed by *Sturnira lilium* (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810) (Chiroptera: Phyllostomidae) in Brazilian seasonal deciduous forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 93.
- Jara-Servin, A.M., Saldana-Vazquez, R.A., & Schondube, J.E.** 2017. Nutrient availability predicts frugivorous bat abundance in an urban environment. *Mammalia*, 81: 367-374.
- Jarman P.J.** 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48:215-267. <https://doi.org/10.1163/156853974X00345>
- Jiakun, H., Zhe, H., Fangbao, T., & Gang, C.** 2021. Review on bio-inspired flight systems and bionic aerodynamics. *Chinese Journal of Aeronautics*, 34(7): 170-186.
- Jolicoeur P.** 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, 9: 497-499.

- Jones G.** 1995. Flight performance, echolocation and foraging behaviour in noctule bats *Nyctalus noctula*. Journal of Zoology, 237(2): 303-312.
- Jones G.** 1999 Scaling of echolocation call parameters in bats. Journal of Experimental Biology, 202(23): 3359-3367.
- Jones, G., & Teeling, E.C.** 2006. The evolution of echolocation in bats. Trends in Ecology & Evolution, 21(3): 149-156.
- Jones, G., Jacobs, D.S., Kunz, T.H., Willig, M.R., & Racey, P.A.** 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. Endangered species research, 8(1-2): 93-115.
- Jordano P.** 2000. Fruits and frugivory. In Fenner, M., (Ed.), Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CABI Publishers, Wallingford, 125-166 pp.
- Kay R.F.** 2021. Leonard B. Radinsky (1937-1985), radical biologist. Journal of Mammalian Evolution, 28(1): 7-14.
- Kalko, E.K., & Condon, M.A.** 1998. Echolocation, olfaction and fruit display: how bats find fruit of *flagellichorous cucurbits*. Functional Ecology, 12(3): 364-372.
- Kalko, E.K., & Schnitzler, H.U.** 1998. How echolocating bats approach and acquire food. In Kunz, T.H., & Racey, P.A., (Eds.), Bat Biology and Conservation, Washington (DC): Smithsonian Institution Press, 197-204 pp.
- Kalko, E.K., Herre, E.A., & Handley, Jr., C.O.** 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. Journal of Biogeography, 23(4): 565-576.
- Kalko, E.K., Schnitzler, H.U., Kaipf, I., & Grinnell, A.D.** 1998. Echolocation and foraging behavior of the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*: preadaptations for piscivory? Behavioral Ecology and Sociobiology, 42(5): 305-319.
- Kerth, G., Wagner, M., & König, B.** 2001. Roosting together, foraging apart: information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 50(3): 283-291.
- Kendall D.G.** 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions: comment Statistical Science, 1: 222-226.
- Klingenberg C.P.** 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. Molecular ecology resources, 11(2): 353-357.
- Klingenberg C.P.** 2013. Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data. Hystrix. 24:43-58. doi: 10.4404/hystrix-24.1-6367.
- Klingenberg, C.P., & Ekau, W.** 1996. A combined morphometric and phylogenetic analysis of an ecomorphological trend: pelagization in Antarctic fishes (Perciformes: Nototheniidae). Biological Journal of the Linnean Society, 59: 143-177.
- Klingenberg, C.P., & Marugán-Lobón, J.** 2013. Evolutionary Covariation in Geometric Morphometric Data: Analyzing Integration, Modularity, and Allometry in a Phylogenetic Context. Systematic Biology, 62: 591-610. doi: 10.1093/sysbio/syt025.
- Koch, E., Castaño-Meneses, G., & Delabie, J.H.** 2019. El concepto de gremio: del feudalismo a la ecología de comunidades. Acta biológica colombiana, 24(2): 224-231.
- Koepcke J.** 1987. Öffentliche Studien an einer Fledermäuse Artengemeinschaft im tropischen Regenwald von Peru (Doctoral thesis), Ludwig Maximilians Universität, München, Germany.

- Kovarovic, K., Su, D.F., & Lintulaakso, K.** 2018. Mammal community structure analysis. In Methods in Paleoecology, Springer, Cham, 351-372 pp.
- Kunz, T.H., & Diaz, C.A.** 1995. Folivory by leaffractionation in fruit-eating bats, with new evidence from *Artibeus jamaicensis*. *Biotropica*, 27: 106-120 pp.
- Kunz, T.H., Lumsden, L.F., & Fenton, M.B.** 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. *Bat ecology*, 1: 3-89.
- Laitone E.V.** 1997. Wind tunnel tests of wings at Reynolds numbers below 70.000. *Experiments in Fluids*, 23: 405-409. <https://doi.org/10.1007/003480050128>
- Larsen, R.J., Knapp, M.C., Genoways, H.H., Khan, F.A. A., Larsen, P.A., Wilson, D.E., & Baker, R.J.** 2012. Genetic diversity of Neotropical *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) with an emphasis on South American species. *PLoS One*, 7: e46578 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046578>
- LaVal, R.K., & Fitch, H.S.** 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. *Occas. Paper Museum Natural History. University Kansas*, 69: 1-28.
- Leiser-Miller, L.B., & Santana, S.E.** 2020. Morphological diversity in the sensory system of phyllostomid bats: Implications for acoustic and dietary ecology. *Functional Ecology*, 34(7): 1416-1427.
- Leisler B., & Winkler, H.** 1985. Ecomorphology. *Current Ornithology*, 2: 155-186.
- Lieth H.** 1975. Modeling the Primary Productivity of the World. In Lieth, H., & Wittaker, R.H., (Eds.), Primary Productivity of the Biosphere. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), Vol. 14. Springer Berlin Heidelberg, Nueva York, Estados Unidos, 237-263 pp. doi: 10.1007/978-3 642-80913-2\_12.
- Lobova, T.A., Geiselman, C.K., & Mori, S.A.** 2009. Seed dispersal by bats in the Neotropics. New York Botanical Garden.
- Loeb, S.C., & O'keefe, J.M.** 2006. Habitat use by forest bats in South Carolina in relation to local, stand, and landscape characteristics. *The Journal of Wildlife Management*, 70(5): 1210-1218.
- Lomolino, M.V., Riddle B.R., Whittaker R.J., & Brown, J.H.** 2010. Biogeography, 4th ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- López-Aguirre C., Wilson L.A.B., Koyabu D., Tan Tu V., & Hand S.J.** 2019. Decoupled morphological and biomechanical evolution and diversification of the wing in bats. *EcoEvoRxiv*. <https://doi.org/10.32942/osf.io/k3y5f>
- Lucas P.W.** 1979. The dental-dietary adaptations of mammals. *Neus Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 8: 486-512.
- MacArthur, R., & Levins, R.** 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The american naturalist*, 101(921): 377-385.
- Macdonald D.W.** 2006. The Encyclopedia of Mammals. Oxford: Oxford University Press.
- McGowan C.** 1999. A Practical Guide to Vertebrate Mechanics. Cambridge University Press, Cambridge, 301 pp.
- Macías, S., Mora, E. C., Kössl, M., Abel, C., & Foeller, E.** 2009. The auditory cortex of the bat *Molossus molossus*: disproportionate search call frequency representation. *Hearing research*, 250(1-2): 19-26.

- McNab B.K.** 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. In Kunz, T.H., (Ed.), Ecology of Bats. USA (NY): Springer, 151-200.
- McNab B.K.** 2010. Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule. *Oecologia*, 164: 13-23.
- Manly B.F.J.** 1997. Randomization, Bootstrap, and Monte Carlo Methods in Biology, (2nd ed). Chapman and Hall, London.
- Mares M.A.** 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity, *Science*, 255: 976-979.
- Marinello, M.M., & Bernard, E.** 2014. Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use, *Canadian Journal of Zoology*, 92: 141-147.
- Marinho-Filho J.S.** 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 7(1): 59-67.
- Matteucci, S.D., Martinez Pastur, G.J., Lencinas, M.V., Rovere, A.E., Amoroso, M.M., Barberis, I.M., & Peri, P.L.** 2021. Breve descripción de las regiones forestales de la Argentina. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible de la Nación (MAyDS).
- Maucieri D.G., Ashbaugh, A.J., & Theodor, J.M.** 2021. Sexual dimorphism in bat wing morphology variation among foraging styles. *Canadian Journal of Zoology*, 99(11): 953-960.
- Maynard-Smith J., & Savage, R.J.G.** 1959. The mechanics of mammalian jaws. *The School Science Review*, 40: 289-301.
- Medellín R.A.** 1993 Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. In Medellín, R.A., & Cevallos, G., (Eds.), Avances en el estudio Mamíferos de México publicaciones especiales. México: Asociación Mexicana de Mastozoología.
- Medellín, R.A., & Víquez-R, L.R.** 2014. Los murciélagos como bioindicadores de la perturbación ambiental. Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental. México: Editorial S y G, 521-539.
- Mello, M.A.R., Kalko, E.K.V., & Silva, W.R.** 2008. Movements of the bat *Sturnira lilium* and its role as a seed disperser of Solanaceae in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology*, 24(2): 225-228.
- Mello, M.A.R., Marquitti, F.M.D., Guimarães Jr., P.R., Kalko, E.K.V., Jordano, P., & Aguiar, M.A.M.** 2011. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS One*, 6(2): e17395.
- Mello, R.D.M., Nobre, P.H., Manhaes, M.A., & Pereira, L.C.** 2014. Frugivory by Phyllostomidae bats in a montane Atlantic Forest, southeastern Minas Gerais, Brazil. *Ecotropica*, 20(1-2): 65-73.
- Mendoza, M., & Palmqvist, P.** 2006. Characterizing adaptive morphological patterns related to diet in Bovidae (Mammalia: Artiodactyla). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 52: 988-1008.
- Meloro, C., & O'Higgins, P.** 2012. Ecological adaptations of mandibular form in fissiped Carnivora. *Journal of Mammalian Evolution*, 18: 185-200.
- Mikich S.B.** 2002. A dieta dos morcegos frugívoros (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae) de um pequeno remanescente de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19: 239-249.

- Millard S.P.** 2013. EnvStats: An R Package for Environmental Statistics, Springer, New York, ISBN 978-1-4614-8455-4
- Milner, J., Jones, C., & Jones, J.J.** 1990. *Nyctinomops macrotis*. American Society of Mammalogists. Mammalian Species, 351: 1-4.
- Mitteroecker, P., & Bookstein, F.** 2011. Linear discrimination, ordination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. *Journal of Evolution Biology*, 38(1): 100-114.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Windhager, S., & Schaefer, K.** 2013. A brief review of shape, form, and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy*, 24(1): 59-66.
- Mohsenin N.N.** 1986. Physical Properties of Plant and Animal Materials, 2nd edition. London: Gordon & Breach.
- Monge-Nájera J.** 2015. ¿Existen realmente los ensambles y ensamblajes ecológicos?. *Revista de Biología Tropical*, 63(3): 575-577.
- Montaña, C.G., Winemiller, K.O., & Sutton, A.** 2014. Intercontinental comparison of fish ecomorphology: null model tests of community assembly at the patch scale in rivers. *Ecological Monographs*, 84: 91-107. doi: 10.1890/13-0708.1.
- Montani, M.E., Tomasco, I.H., Barberis, I.M., Romano, M.C., Barquez, R.M., & Díaz, M.M.** 2021. A new species of *Molossus* (Chiroptera: Molossidae) from Argentina. *Journal of Mammalogy*, 102(5): 1426-1442.
- Monteiro, L.R., & Nogueira, M.R.** 2010. Adaptive radiations, ecological specialization, and the evolutionary integration of complex morphological structures. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(3): 724-744.
- Moreno, C.E., Arita, H.T., & Solis, L.** 2006. Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape. *Oecologia*, 149(1): 133-140.
- Morton E.S.** 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *The American Naturalist*, 107: 8-22.
- Mosimann J.E** 1970. Size Allometry: Size and Shape Variables with Characterizations of the Lognormal and Generalized Gamma Distributions. *Journal of the American Statistical Association*, 65: 930-945. doi: 10.1080/01621459.1970.10481136.
- Muijres F.T., Johansson, L.C., Barfield, R., Wolf, M., Spedding G.R., & Hedenström, A.** 2008. Leading-edge vortex improves lift in slow-flying bats. *Science*, 319: 1250-1253. <https://doi.org/10.1126/science.1153019>.
- Muijres, F.T., Spedding, G.R., Winter, Y., & Hedenström, A.** 2011. Actuator disk model and span efficiency of flapping flight in bats based on time-resolved PIV measurements. *Experiments in Fluids*, 51: 511–25.
- Muller, M.F., & dos Reis, N.R.D.** 1992. Partição de recursos alimentares entre quatro espécies de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 9: 345-355.
- Muñoz-Romo, M., Page, R.A., & Kunz, T.H.** 2021. Redefining the study of sexual dimorphism in bats: following the odour trail. *Mammal Review*, 51(2): 155-177.
- Muscarella, R., & Fleming, T.H.** 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological reviews*, 82(4): 573-590.

- Muylaert, R.L., da Silva Matos, D.M., & Mello, M.A.R.** 2014. Interindividual variations in fruit preferences of the yellow-shouldered bat *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a cafeteria experiment. *Mammalia*, 78(1): 93-101.
- Naimi, B., Hamm, N.A.S., Groen, T.A., Skidmore, A.K., & Toxopeus, A.G.** 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography*, 37: 191–203. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x.
- Neiff J.J.** 2004. El Iberá ¿en peligro. Fundación Vida Silvestre Argentina. 1ra Edición, Buenos Aires, Argentina.
- Neuweiler G.** 1983. Echolocation and adaptivity to ecological constraints. In Huber, F., & Markl, H., (Eds.), *Neuroethology and behavioural physiology*. Springer, Berlin, 280-302 pp.
- Neuweiler G.** 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in ecology & evolution*, 4(6): 160-166.
- Neuweiler G.** 1990. Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiological reviews*, 70(3): 615-641.
- Neuweiler G.** 2000. *Biology of bats*. Oxford University Press, New York.
- Nogueira, M.R., Monteiro L., R., Peracchi A.L., & Araújo A.F.B.** 2005. Ecomorphological analysis of the masticatory apparatus in *Chiroderma* (Chiroptera: Phyllostomidae), *Journal of Zoology*, 266: 355-364.
- Norberg U.M.** 1972. Bat wing structures important for aerodynamics and rigidity (Mammalia, Chiroptera). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*, 73(1): 45-61.
- Norberg U.M.** 1976. Some advanced flight manoeuvres of bats *Journal Experimental Biololg*, 64: 489-95.
- Norberg U.M.** 1987. Wing form and flight mode in bats. In Fenton, M.B., Racey, P.A., & Rayner, J.M.V., (Eds.), *Recent advances in the study of bats*. Cambridge; Cambridge University Press, 43-56 pp.
- Norberg U.M.** 1990. *Vertebrate Flight, Mechanics, Physiology, Morphology, Ecology and Evolution*, Springer-Verlag, Berlin, 291 pp.
- Norberg U.M.** 1994. Wing design, flight performance and habit use in bats. In Wainwright, P.C., & Reilly, S.M., (Eds.), *Ecological morphology: integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, 205-239 pp.
- Norberg U.M.** 2002. Structure, form, and function of flight in engineering and the living world. *Journal of Morphology*, 252: 52-81. doi:10.1002/jmor.10013. PMID: 11921036.
- Norberg, U.M. & Rayner, J.M.V.** 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation, *Philos, Trans, Royal Society of London B, Biology Science*, 316: 335-427.
- Novaes, R.L.M., Cláudio V.C., Díaz M.M., Wilson D.E., Weksler M., & Moratelli, R.** 2022. Argentinean *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae), including the description of a new species from the Yungas. *Vertebrate Zoology*, 72: 1187-1216. <https://doi.org/10.3897/vz.72.e90958>
- Nowak R.M.** 1994. *Walker's bats of the world*. London, The Johns Hopkins University Press, 866 pp.

**Oba, S., Sato, M., Takemasa, I., Monden, M., Matsubara, K., & Ishii, S.** 2003. A Bayesian missing value estimation method for gene expression profile data. *Bioinformatics* 19: 2088-2096. doi: 10.1093/bioinformatics/btg287.

**Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Peter R., Minchin, R., O'Hara B., Gavin L., Simpson, P., Solymos, M., Henry H.S., Szoecs E., & Wagner, H.** 2020. vegan: Community Ecology Package, R package version 2.5-7, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

**Oxnard C.E.** 1984. The order of man: a biomathematical anatomy of the primates. Hong Kong University Press, H.K.U.

**Olsen A.M.** 2015. Exceptional avian herbivores: Multiple transitions toward herbivory in the bird order Anseriformes and its correlation with body mass. *Ecology and Evolution*, 5: 5016-5032. doi: 10.1002/ece3.1787.

**Olsen A.M.** 2017. Feeding ecology is the primary driver of beak shape diversification in waterfowl. *Functional Ecology*, 31: 1985-1995. doi: 10.1111/1365-2435.12890.

**Olson, D.M., Dinerstein E., Wikramanayake E.D., Burgess N.D., Powell G.V.N., Underwood E.C., D'Amico J.A., Itoua I., Strand H.E., Morrison J.C., Loucks C.J., Allnutt T.F., Rikkets H., Kura Y., Lamoreux J.F., Wettenberg W.W., Hedao P., & Kassem K.R.** 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth, *BioScience*, 51(11): 933-938.

**Padian K.** 1995. Form and function: the evolution of a dialectic. In Thomason, J.J., (Ed.), *Functional Morphology and Vertebrate Paleontology*. Cambridge University Press, Cambridge, 264-277 pp.

**Palmerio, A.G., Bertolini, P.B., Lutz, M.A., & Idoeta, F.** 2022. Argentina / A-AR-003:Osununú/Teyú Cuaré. In: Barquez, R.M., Aguirre, L.F., Nassar, J.M., Burneo, S.F., Mancina, C.A., & Díaz, M.M., (Eds.), *Áreas y sitios de importancia para la conservación de los murciélagos en Latinoamérica y el Caribe*. RELCOM, Yerba Buena, Tucumán, Argentina, 211 pp.

**Panyutina, A.A., Korzun, L.P., & Kuznetsov, A.N.** 2015. *Flight of Mammals: From Terrestrial Limbs to Wings*. Springer, London, 296 pp.

**Paradis, E.** 2012. *Analysis of Phylogenetics and Evolution with R* (Vol. 2). New York: Springer.

**Paradis, E., & Schliep K.** 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35: 526-528.

**Passos, F.C., Silva, W.R., Pedro, W.A., & Bonin, M.R.** 2003. Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(3): 511-517.

**Patriquin, K.J., & Barclay, R.M.** 2003. Foraging by bats in cleared, thinned and unharvested boreal forest. *Journal of Applied Ecology*, 40(4): 646-657.

**Patterson, B.D., Willig, M.R., & Stevens, R.D.** 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization, *Bat Ecology*, 9: 536–557.

**Paulino-Neto, H.F., Nakano-Oliveira, E., De Assis Jardim, M.M., Medeiros, R.P., & Vasconcellos-Neto, J.** 2014. Frugivoría por murciélagos *Sturnira lilium* (Phyllostomidae) en *Solanum mauritianum* (Solanaceae) en el sureste de Brasil. *Estudios sobre Fauna Neotropical y Medio Ambiente*, 48(3): 183-189.

- Pinto, D., & Ortêncio Filho, H.** 2006. Dieta de quatro espécies de filostomídeos frugívoros (Chiroptera, Mammalia) do Parque Municipal do Cinturão Verde de Cianorte, Paraná, Brasil. Chiroptera Neotropical, 274-279 pp.
- Plotnick, R.E., & Baumiller, T.K.** 2000. Invention by evolution: functional analysis in paleobiology. Paleobiology, 26(S4): 305-323.
- Pool E.L.** 1936. Relative wing ratios of bats and birds. Journal of Mammalogy, 17: 412-413.
- Polly P.D.** 2007. Limbs in mammalian evolution. In Hall, B.K., (Ed.), Fins into Limbs: evolution, development, and transformation. Chicago (IL): University of Chicago Press, 245-68 pp.
- Punyasena, S.W., Eshel, G., & McElwain, J.C.** 2008. The influence of climate on the spatial patterning of Neotropical plant families. Journal of Biogeography, 35(1): 117-130.
- Quenouille M.H.** 1956. Notes on bias in estimation. Biometrika, 43: 353–360.
- R Core Team.** 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation Statistical Computing, Vienna, Austria.
- R Core Team.** 2021. R: A language and environment for statistical computing, Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- R Core Team.** 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Radinsky L.B.** 1987. The Evolution of Vertebrate Design. University of Chicago Press, Chicago.
- Ramezani A.** 2020. Towards biomimicry of a bat-style perching maneuver on structures: the manipulation of inertial dynamics. In 2020 IEEE International Conference on Robotics and Automation (ICRA), 7015-7021 pp.
- Ramírez-Fráncel, L.A., García-Herrera, L.V., Losada-Prado, S., Reinoso-Flórez, G., Lim, B.K., Sánchez, F., Sánchez F., Sánchez-Hernández Alfonso & Guevara, G.** 2021. Skull morphology, bite force, and diet in insectivorous bats from tropical dry forests in Colombia. Biology, 10(10): 1012.
- Ranivo, J., & Goodman, S.M.** 2007. Patterns of ecomorphological variation in the bats of western Madagascar: Comparisons among and between communities along a latitudinal gradient, Mammalian Biology, 72: 1-13.
- Rasband W.S.,** 2018. ImageJ, Version 1.52a.
- Ray Brownrigg, Enhancements by Thomas P Minka, & Alex Deckmyn.** 2021. maps: Draw Geographical Maps, R package version 3.4.0, <https://CRAN.R-project.org/package=maps>
- Rayner L.M.V.** 1979. A new approach to animal flight mechanics, Journal of Experimental Biology, 80: 17-54.
- Revell, L.J.** 2012. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). Methods in ecology and evolution, (2): 217-223.
- Revilliod P.** 1916. A propos de l'adaptation au vol chez les microchiroptères. Verhandlungen de Naturforschenden Gesellschaft in Basel, 27: 156–183.
- Rhodes M.P.** 1995. Wing morphology and flight behaviour of the golden-tipped bat, *Phoniscus papuensis* (Dobson) (Chiroptera: Vespertilionidae). Australian Journal of Zoology, 43(6): 657-663.
- Ricklefs R.** 1990. Ecology, (3 Ed.), Freeman, W.H., New York.

- Riskin, D.K., Willis, D.J., Iriarte-Díaz, J., Hedrick, T.L., Kostandov, M., Chen, J., Laidlaw, D.H., Breuer, K.S. & Swartz, S.M.** 2008. Quantifying the complexity of bat wing kinematics. *Journal of Theoretical Biology*, 254: 604-615. (doi:10.1016/j.jtbi.2008.06.011).
- Robinson, D.** 1971. Costa Rican mammals. In Schnell, C.E., (Ed.), *Handbook for tropical biology in Costa Rica*. Organization for Tropical Studies, San Jose, Costa Rica.
- Rohlf F.J.** 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of classification*, 16(2): 197-223.
- Rohlf F.J.** 2015. The tps series of software, *Hystrix*, 26:1-4.
- Rohlf, F.J., & Marcus, L.F.** 1993. A Revolution in Morphometrics, 8(4): 4.
- Rohlf, F.J., & Corti, M.** 2000. Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape, *Systematic biology*, 49(4): 740-753.
- Rohwer, V.G., Rohwer, Y., & Dillman, C.B.** 2022. Declining growth of natural history collections fails future generations. *PLoS Biology*, 20(4): e3001613.
- Root R.B.** 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37: 317-350.
- Sakamoto M.** 2021. Assessing bite force estimates in extinct mammals and archosaurs using phylogenetic predictions. *Palaeontology*, 64(5): 743-753.
- Saldaña-Vázquez, R. A., Sosa, V.J., Iñiguez-Dávalos, L.I., & Schondube, J.E.** 2013. The role of extrinsic and intrinsic factors in Neotropical fruit bat-plant interactions. *Journal of Mammalogy*, 94(3): 632-639.
- Saldaña-Vázquez, R.A., & Fleming, T.H.** 2020. The Frugivores. Phyllostomid Bats: A Unique Mammalian Radiation, 295 pp.
- Salsamendi, E., Aihartza, J., Goiti, U., Almenar, D., & Garin, I.** 2005. Echolocation calls and morphology in the Mehelyi's (*Rhinolophus mehelyi*) and Mediterranean (*R. euryale*) horseshoe bats: implications for resource partitioning. *Hystrix*, 16(2): 149-158.
- Sampaio, E.M., Kalko, E.K., Bernard, E., Rodríguez-Herrera, B., & Handley, C.O.** 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(1): 17-31.
- Sánchez, M.S., & Dos Santos, D.A.** 2015. Understanding the spatial variations in the diets of two *Sturnira* bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Argentina. *Journal of Mammalogy*, 96(6): 1352-1360.
- Sánchez, M.S., & Giannini, N.P.** 2018. Trophic structure of frugivorous bats in the Neotropics: emergent patterns in evolutionary history. *Mammal Review*, 48(2): 90-107.
- Sánchez, M.S., & Carrizo, L.V.** 2021. Forelimb bones morphology and its association with foraging ecology in four families of Neotropical bats, *Journal of Mammalian Evolution*, 28(1): 99-110.
- Sánchez, M.S., Giannini, N.P. & Barquez, R.M.** 2012.a. Bat frugivory in two subtropical rain forests of Northern Argentina: Testing hypotheses of fruit selection in the Neotropics. *Mammalian Biology*, 77: 22-31.
- Sánchez, M.S., Carrizo, L.V., Giannini, N.P., & Barquez, R.M.** 2012.b. Seasonal patterns in the diet of frugivorous bats in the subtropical rainforests of Argentina. *Mammalia*, 76(3): 269-275.

- Sánchez, M.S., Labaroni, C.A., Castellanos Insuasti, F.X., & Baldo, D.** 2019. First record of *Glyphonycteris sylvestris* Thomas, 1896 (Chiroptera: Phyllostomidae: *Glyphonycterinae*) for Argentina, with comments on its karyotype. *Mastozoología Neotropical*, 26(2): 420-429.
- Sandoval, M.L., Díaz, M.M., Ferro, L.I., & Barquez, R.M.** 2021. Patrones biogeográficos de los murciélagos de Argentina: riqueza de especies y congruencia distribucional. *Mastozoología Neotropical*, 28(1): 544.
- Santana S.E.** 2016. Quantifying the effect of gape and morphology on bite force: biomechanical modelling and *in vivo* measurements in bats. *Functional Ecology*, 30: 557-565.
- Santana, S.E. & Dumont, E.R.** 2009. Connecting behaviour and performance: the evolution of biting behaviour and bite performance in bats. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 2131-2145.
- Santana, S.E. & Cheung, E.** 2016. Go big or go fish: morphological specializations in carnivorous bats. *Proceedings of the Royal Society London B, Biology Science*, 283: 20160615, 9 pp.
- Santana, S.E., Dumont, E.R., & Davis, J.L.** 2010. Mechanics of bite force production and its relationship to diet in bats. *Functional Ecology*, 24: 776-784.
- Santana, S.E., Grosse, I.R., & Dumont, E.R.** 2012. Dietary hardness, loading behavior, and the evolution of skull form in bats. *Evolution*, 66: 2587-2598.
- Schlager S.** 2017. Morpho and Rvcg -Shape Analysis in R. In R: R-Packages for Geometric Morphometrics, Shape Analysis and Surface Manipulations. In Zheng, G., Li S., & Szekely, G. (Eds.), *Statistical Shape and Deformation Analysis*. Academic Press, 217-256 pp. ISBN 9780128104934.
- Schmieder, D.A., Benítez, H.A., Borissov, I.M., & Fruciano, C.** 2015. Bat species comparisons based on external morphology: a test of traditional versus geometric morphometric approaches. *PloS one*, 10(5): e0127043.
- Schnitzler, H.U., & Kalko, E.K.V.** 1998. How echolocating bats search for food. In: Kunz, T.H. & Racey, P.A. (Eds.), *Bats: phylogeny, morphology, echolocation, and conservation biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C, 183-196 pp.
- Schondube, J.E., Herrera-M., L.G., & del Rio, C.M.** 2001. Diet and the evolution of digestion and renal function in phyllostomid bats. *Zoology*, 104(1): 59-73.
- Schwenk K.** (Ed.). 2000. Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates. Elsevier.
- Segura, V., Cassini, G.H., & Prevosti, F.J.** 2017. Three-dimensional cranial ontogeny in pantherines (*Panthera leo*, *P. onca*, *P. pardus*, *P. tigris*; Carnivora: Felidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 120: 210–227. doi: 10.1111/bij.12888.
- Senawi, J., Schmieder, D., Siemers, B., & Kingston, T.** 2015. Beyond size-morphological predictors of bite force in a diverse insectivorous bat assemblage from Malaysia. *Functional Ecology*, 29(11): 1411-1420.
- Shapiro, S.S., & Wilk, M.B.** 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52(3/4): 591-611.
- Sikes. R.S., & the Animal Care and Use Committee.** 2016. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy*, 97: 663-688.

- Silveira, M., Trevelin, L., Port-Carvalho, M., Godoi, S., Mandetta, E.N., & Cruz-Neto, A.P.** 2011. Frugivory by phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera) in a restored area in Southeast Brazil. *Acta Oecologica*, 37(1): 31-36.
- Simmons N.B.** 2005. An Eocene big bang for bats. *Science*, 307(5709): 527-528.
- Simmons, J.A., & Stein, R.A.** 1980. Acoustic imaging in bat sonar: echolocation signals and the evolution of echolocation. *Journal of comparative physiology*, 135(1): 61-84.
- Simmons, N.B., & Cirranello, A.L.** 2022. Bat Species of the World: A taxonomic and geographic database. <https://batnames.org/about.html>.
- Sinclair, A.G., & Alexander, R.M.** 1987. Estimates of forces exerted by the jaw muscles of some reptiles. *Journal of Zoology*, 213(1): 107-115.
- Smith, J.D., & Starrett, A.** 1979. Morphometric analysis of chiropteran wings. In Baker, R.J., Jones, Jr., J.K., & Carter, D.C., (Eds.), *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Part III. Special Publications, The Museum, Texas Tech University, 16: 1-441.
- Smith, T., Habersetzer J., Simmons N.B., & Gunnell, G.F.** 2012. Systematics and paleobiogeography of early bats. In Gunnell, G.F., & Simmons, N.B., (Eds.), *Evolutionary History of Bats*. Cambridge University Press, Cambridge, 23-66 pp.
- Solari et al.** 2019. Phyllostomidae. In *Handbook of the Mammals of the World*, Volume 9: Bats Edition: Wilson, D.E., & Mittermeier, R.A., Publisher: Lynx Edicions in association with Conservation International and IUCN.
- Song, A., Tian, X., Israeli, E., Galvao, R., Bishop, K., Swartz, S., & Breuer, K.** 2008. Aeromechanics of membrane wings with implications for animal flight. *AIAA journal*, 46(8): 2096-2106.
- Speakman, J.R., & Thomas, D.W.** 2003. Physiological ecology and energetic of bats. In Kunz, T.H., & Fenton, M.B., (Eds.), *Bat Ecology*. Chicago and London: The University of Chicago Press, 430-490.
- Stacklies, W., Redestig, H., Scholz, M., Walther, D., & Selbig, J.** 2007. pcaMethods-a bioconductor package providing PCA methods for incomplete data. *Bioinformatics*, 23: 1164-1167. doi: 10.1093/bioinformatics/btm069.
- Stevens R.D.** 2004. Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: familial perspectives on the diversity of New World bat communities. *Journal of Biogeography*, 31:665-674.
- Stevens, R.D., & Amarilla-Stevens, H.N.** 2021. Dietary patterns of phyllostomid bats in interior Atlantic Forest of eastern Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 102(3): 685-694.
- Stroud, J.T., Bush, M.R., Ladd, M.C., Nowicki, R.J., Shantz, A.A., & Sweatman, J.** 2015. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and evolution*, 5(21): 4757-4765.
- Swartz, S.M., & Middleton, K.M.** 2008. Biomechanics of the bat limb skeleton: scaling, material properties and mechanics. *Cells Tissues Organs*, 187(1): 59-84.
- Swartz, S.M., Bennett, M.B., & Carrier, D.R.** 1992. Wing bone stresses in free flying bats and the evolution of skeletal design for flight. *Nature*, 359: 726-729.
- Swartz, S.M., Groves, M.S., Kim, H.D., & Walsh, W.R.** 1996. Mechanical properties of bat wing membrane skin. *Journal of Zoology*, 239(2): 357-378.

- Swartz, S.M., Freeman, P.W., & Stockwell, E.F.** 2003. Ecomorphology of Bats: Comparative and Experimental Approaches Relating Structural Design to Ecology. In Kunz, T.H., & Fenton, M.B., (Eds.), Bat Ecology. The University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos, 257-300 pp.
- Swartz, S.M., Iriarte-Diaz, J., Riskin, D., Tian, X., Song, A., & Breuer, K.** 2007. Wing structure and the aerodynamic basis of flight in bats. In 45th AIAA Aerospace Sciences Meeting and Exhibit, 42 p.
- Swartz, S.M., Iriarte-Diaz, J., Riskin, D.K., & Breuer, K.S.** 2012. A bird? A plane? No it's a bat: an introduction to the biomechanics of bat flight. In Gunnell, G.F., & Simmons, N.A., (Eds.) Evolutionary History of Bats: Fossils, Molecules, and Morphology. Cambridge University Press, Cambridge, 317-352 pp.
- Tavares, V.C., Perini, F.A., & Lombardi, J.A.** 2007. The bat communities (Chiroptera) of the Parque Estadual do Rio Doce, a large remnant of Atlantic Forest in southeastern Brazil. Lundiana: International Journal of Biodiversity, 8(1): 35-47.
- Tavares V.C.** 2013. Phyllostomid bat wings from Atlantic Forest bat ensembles: an ecomorphological study. Chiroptera Neotropical, 19(3): 57-70.
- Teeling, E.C., Springer, M.S., Madsen, O., Bates, P., O'brien, S.J., & Murphy, W.J.** 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. Science, 307(5709): 580-584.
- Thollesson, M., & Norberg, U.M.** 1991. Moments of inertia of bat wings and body. Journal of experimental Biology, 158(1): 19-35.
- Timm, R., Wilson, D.E., Clauson, B.L., LaVal, R.K., & Vaughan, C.S.** 1989 Mammals of La Salva-Branlio Carrillo Complex, Costa Rica, US, Deparment of the Interior Fish and Wildlife Service, 75: 1-161.
- Torcida, S., & Perez, S.I.** 2012. Análisis de Procrustes y el estudio de la variación morfológica. Revista Argentina de Antropología Biológica, 14(1): 131-141.
- Torres C., Lema C., Gury Dohmen F., Beltran F., Novaro L., Russo S., Freire M.C., Velasco-Villa A., Mbayed V.A., & Cisterna D.M.** 2014. Phylodynamics of vampire bat-transmitted rabies in Argentina. Molecular Ecology, 23: 2340-2352.
- Upham, N.S., Esselstyn, J.A., & Jetz, W.** 2019. Inferring the mammal tree: species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. PLoS Biology, 17(12): e3000494.
- Urquiza, J.H., Bracamonte, J.C., & Vaira, M.** 2018. Diversidad de murciélagos en ambientes ribereños de la selva pedemontana de las yungas de Jujuy, Argentina. Mastozoología Neotropical, 25(2): 439-453.
- Van der Klaauw C.J.** 1948. Ecological Studies and reviews (Vol. 4). Brill Archive.
- Van der Pijl L.** 1957. The dispersal of plants by bats (Chiropterochory). Acta Botanica Neerlandica, 6(3): 291-315.
- Van der Pijl L.** 1972. Principles of dispersion in higher plants. Springer Verlag, Berlin, 162 pp.
- Vasconcellos-Neto, J., Albuquerque, L.B.D., & Silva, W.R.** 2009. Seed dispersal of *Solanum thomasifolium* Sendtner (Solanaceae) in the Linhares Forest, Espírito Santo state, Brazil. Acta Botanica Brasilica, 23(4): 1171-1179.

- Vaughan T.A.** 1959. Functional morphology of three bats: *Eumops*, *Myotis*, *Macrororus*. University of Kansas, Publication Museum of Natural History, 12: 1-153.
- Vaughan T.A.** 1966. Morphology and flight characteristics of molossid bats. Journal of Mammalogy, 47(2): 249-260.
- Vaughan, T.A., & Bateman, G.C.** 1970. Functional morphology of the forelimb of mormoopid bats. Journal of Mammalogy, 51(2): 217-235.
- Velazco, P.M., & Patterson, B.D.** 2013. Diversification of the yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae), in the New World tropics, Molecular phylogenetics and evolution, 68(3): 683-698.
- Velazco, P.M., & Patterson, B.D.** 2014. Two new species of yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* Gray, 1842 (Chiroptera, Phyllostomidae) from Costa Rica, Panama and western Ecuador. ZooKeys, (402).
- Velazco, P.M., & Patterson, B.D.** 2019. Small mammals of the Mayo river basin in northern Peru, with the description of a new species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae). Bulletin of the American Museum of Natural History, 2019(429): 1-70.
- Velazco, P.M., & Patterson, B.D.** 2013. Diversification of the yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae), in the New World tropics. Molecular phylogenetics and evolution, 68(3): 683-698.
- Verwaijen, D., Van Damme, R., & Herrel, A.** 2002. Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. Functional Ecology, 16(6): 842-850.
- Villalobos-Chaves, D., Padilla-Alvárez, S., & Rodríguez-Herrera, B.** 2016. Seed predation by the wrinkle-faced bat *Centurio senex*: a new case of this unusual feeding strategy in Chiroptera. Journal of Mammalogy, 97(3): 726-733.
- Villalobos-Chaves, D., & Santana, S.E.** 2022. Craniodental traits predict feeding performance and dietary hardness in a community of Neotropical free-tailed bats (Chiroptera: Molossidae). Functional Ecology, 36: 1690–1699. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14063>
- Vizcaíno S.F.** 2000. Vegetation partitioning among Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) armored herbivores in the pampean region. Current Research in the Pleistocene, 17: 135-137.
- Vizcaíno, S.F., & Bargo, M.S.** 1998. The masticatory apparatus of the armadillo *Eutatus* (Mammalia, Cingulata) and some allied genera: paleobiology and evolution. Paleobiology 24: 371-383. doi: 10.1666/0094-8373(1998)024[0371:TMAOTA]2.3.CO;2.
- Vizcaíno, S.F., & Bargo M.S.** 2021. Views on the form-function correlation and biological design, Journal of Mammalian Evolution, (Volumen Radinsky).
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A., Zárate, M.A., Bargo, M.S., & Schultz, P.** 2004. Palaeoecological implications of the mid-Pliocene faunal turnover in the Pampean Region (Argentina). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 213: 101-113. doi: 10.1016/j.palaeo.2004.07.004.
- Vizcaíno, S.F., Cassini, G.H., Fernicola, J.C., & Bargo, M.S.** 2011. Evaluating Habitats and Feeding Habits Through Ecomorphological Features in Glyptodonts (Mammalia, Xenarthra). Ameghiniana, 48: 305-319. doi: 10.5710/AMGH.v48i3(364).
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Cassini, G.H., & Toledo, N.** 2016. Forma y función en paleobiología de vertebrados, Editorial de la Universidad Nacional de la Plata (Edulp): 268 p.

- Voigt, C.C., & Holderied M.W.** 2012. High manoeuvring costs force narrow winged molossid bats to forage in open space. *Journal of Comparative Physiology B*, 182: 415-424.
- Von Busse, R., Hedenstrom, A., Winter, Y., & Johansson, L.C.** 2012. Kinematics and wing shape across flight speed in the bat, *Leptonycteris yerbabuenae*. *Biology open*, 1(12): 1226-1238.
- Wainwright P.C.** 1991. Ecomorphology: Experimental functional anatomy for ecological problems. *American Zoologist*, 31: 680-693.
- Wainwright, P.C., & Reilly, S.M.** 1994. Introduction. In Wainwright, P.C., & Reilly, S.M., (Eds.), *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago, 1-9 pp.
- Waldman, R.M., & Breuer, K.S.** 2017. Camber and aerodynamic performance of compliant membrane wings. *Journal of Fluids and Structures*, 68: 390-402.
- Warton, D.I., & Weber, N.C.** 2002. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 44(2): 161-174.
- Warton, D.I., & Hui, F.K.** 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92(1): 3-10.
- Waters, D.A., Rydell, J., & Jones, G.** 1995. Echolocation call design and limits on prey size: a case study using the aerial-hawking bat *Nyctalus leisleri*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37: 321-328.
- Wilkinson G.S.** 1992. Information transfer at evening bat colonies. *Animal Behaviour*, 44: 501-518.
- Wilkinson G.S.** 1995. Information transfer in bats. *Symposia of the Zoological Society of London*, 67: 345-360.
- Wilkinson G.S., & Boughman, J.W.** 1998. Social calls coordinate foraging in greater spear-nosed bats. *Animal Behaviour*, 55: 337-350.
- Wilkinson, G.S., & Brunet-Rossini, A.K.** 2009. Methods for age estimation and the study of senescence in bats. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, 315-325.
- Willig M.R.** 1985. Ecology, reproductive biology and systematics of *Neoplatymops mattogrossensis* (Chiroptera: Molossidae). *Journal of Mammalogy*, 66: 618-628.
- Willig M.R.** 1986. Bat community structure in South America: a tenacious chimera. *Revista Chilena de Historia Natural*, 59: 151-168.
- Willig, M.R., & Moulton, M.P.** 1989. The role of stochastic and deterministic processes in structuring Neotropical bat communities. *Journal of Mammalogy*, 70(2): 323-329.
- Windes, P., Tafti, D.K., & Müller, R.** 2019. Determination of spatial fidelity required to accurately mimic the flight dynamics of a bat. *Bioinspiration & Biomimetics*, 14: 066011.
- Windes, P., Tafti, D.K., & Müller, R.** 2020. Kinematic and aerodynamic analysis of a bat performing a turning-ascending maneuver. *Bioinspiration & Biomimetics*, 16(1): 016019.
- Winter, Y., & Von Helversen, O.** 1998. The energy cost of flight: do small bats fly more cheaply than birds?. *Journal of Comparative Physiology B*, 168(2): 105-111.
- Witton M.P.** 2008. A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight. *Zitteliana B*, 28: 143-159.

**Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., & Sheets, H.D.** 2012. Geometric morphometrics for biologists, (1st Ed.), New York and London: Elsevier Academic Press.

