



Universidad Nacional de Córdoba

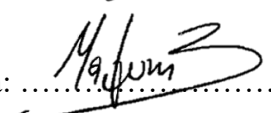
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

**Evidencia de quiropterofilia en plantas y análisis de
la dieta de murciélagos nectarívoros en la Reserva
Natural Osununú, Misiones**

Tesista: Federica Guillermina Untermann

Firma:

Directora: Lourdes Boero

Firma:

Co-director: Andrea A. Cocucci

Firma:



Evidencia de quiropterofilia en plantas y análisis de la dieta de murciélagos nectarívoros en la Reserva Natural Osununú, Misiones

Alumna: Federica Guillermina Untermann

Directora: Lourdes Boero

Co-director: Andrea A. Cocucci

Tribunal Examinador

- Nombre y Apellido: *Ana Pía Wiemer* Firma: *AWiemer*
- Nombre y Apellido: *Marcela Moré* Firma: *Marcela Moré*
- Nombre y Apellido: *Mariano Sironi* Firma: *Sironi*
- Calificación: *10 (Diez) Aprobado*
- Fecha: *27/03/2024*

Agradecimientos

En primer lugar, quiero expresar mi agradecimiento a mis directores, Lourdes Boero y Andrea Cocucci, quienes me guiaron y acompañaron en este proceso.

También agradezco al IMBIV y Biología Floral por proporcionarme el espacio necesario para analizar mis muestras y completar mi tesina.

Mi reconocimiento a la Universidad Nacional de Córdoba y a la FCEFyN por brindarme la oportunidad de formarme en esta maravillosa carrera.

Agradezco sinceramente a los guardaparques de la Reserva Natural Osununú por recibirnos durante las campañas de muestreo, facilitarnos alojamiento y brindarnos su ayuda en la recolección de muestras y otras tareas.

A Hector Keller, quien fue de fundamental ayuda para la localización y reconocimiento de plantas.

Agradezco también a los herbarios CORD (Museo Botánico de Córdoba) y CTES (Instituto de Botánica del Nordeste).

Por supuesto, mi agradecimiento más profundo a mi familia por su constante apoyo en mi camino académico, y a mis amigos, quienes fueron parte de él volviéndolo aún más inolvidable.

ÍNDICE

Resumen.....	5
Abstract.....	6
1. Introducción	
1.1 Polinización.....	7
1.2 Murciélagos nectarívoros: distribución y plantas asociadas.....	10
2. Hipótesis y objetivos.....	13
3. Materiales y métodos	
3.1 Área de estudio.....	14
3.2 Interacciones de polinización planta-murciélago del sur de la Mata Atlántica.....	15
3.3 Especies vegetales potencialmente polinizadas por murciélagos en Argentina, Misiones y la Reserva Natural Osununú.....	16
3.4 Análisis palinológico.....	17
3.7 Análisis de datos.....	19
4. Resultados	
4.1 Interacciones de polinización planta-murciélago del Sur de la Mata Atlántica.....	20
4.2 Especies vegetales potencialmente polinizadas por murciélagos en Misiones y en la Reserva Natural Osununú.....	23
4.3 Registro de interacciones a partir del análisis palinológico en la Reserva Natural Osununú.....	32
5. Discusión.....	37
6. Conclusión.....	44
7. Referencias bibliográficas.....	46
8. Anexo.....	57

Resumen

En la parte del límite austral de distribución de murciélagos nectarívoros del Neotrópico abarcada por Argentina se conoce parcialmente para el noroeste qué plantas polinizan estos murciélagos mientras que ello se desconoce en el noreste. En la última región vive solamente una especie nectarívora, *Glossophaga soricina* (*Phyllostomidae*), que cuenta con un refugio conocido en la Reserva Natural Osununú, Misiones. Para identificar las plantas potencial o efectivamente polinizadas por murciélagos en Misiones y Osununú, realizamos una búsqueda bibliográfica de registros de interacciones para el sur de la Mata Atlántica y se presentaron a modo de red bipartita. Además, realizamos otra búsqueda de plantas con potenciales interacciones en el área de interés por contar con registros de polinización por murciélagos en otras regiones del Neotrópico o presentar rasgos quiropterófilos. Por último, realizamos un análisis palinológico de heces del refugio, donde la especie nectarívora convive con la frugívora *Carollia perspicillata* (*Phyllostomidae*). Se recopilaron en la primera búsqueda 111 interacciones entre al menos 55 especies de plantas y 12 de murciélagos. La segunda búsqueda arrojó 20 especies vegetales nativas de Misiones, que en el Neotrópico son efectiva o potencialmente polinizadas por murciélagos. De éstas, nueve plantas son quiropterófilas. En el estudio palinológico identificamos nueve tipos polínicos de los que dos atribuimos al consumo de néctar, *Mucuna urens* y *Parapiptadenia rigida* (Fabaceae), y cuatro al de frutos. *Mucuna urens*, una novedad para Argentina, suma la décima especie quiropterófila de Misiones. Este estudio proporciona los primeros aportes sobre la polinización por murciélagos en el noreste de Argentina.

Palabras clave

Polen, heces, polinización, Phyllostomidae, redes de interacciones.

Abstract

In the southern limit of the distribution range of nectar-feeding bats in the Neotropics covered by Argentina, partial knowledge exists for the northwest regarding the plants these bats pollinate, while it remains unknown in the northeast. In the latter region, only one nectar-feeding species, *Glossophaga soricina* (*Phyllostomidae*), is found, with a known refuge in the Osununú Natural Reserve, Misiones. To identify potential or effectively bat-pollinated plants in Misiones and Osununú, we conducted a bibliographic search for interaction records in the southern Atlantic Forest, which were presented in the form of a bipartite network. Additionally, we conducted another search for plants with potential interactions in the area of interest, either having records of bat pollination in other Neotropical regions or exhibiting chiropterophilous traits. Finally, we performed a palynological analysis of shelter feces, where the nectar-feeding species coexists with the fruit-eating *Carollia perspicillata* (*Phyllostomidae*). The first search yielded 111 interactions between at least 55 plant species and 12 bat species. The second search identified 20 native plant species in Misiones that are effectively or potentially pollinated by bats in the Neotropics. Of these, nine plants are chiropterophilous. In the palynological study, we identified nine pollen types, attributing two to nectar consumption, *Mucuna urens* and *Parapiptadenia rigida* (Fabaceae), and four to fruit consumption. *M. urens*, a novelty for Argentina, adds to the tenth chiropterophilous species in Misiones. This study provides the first contributions on bat pollination in northeastern Argentina.

Keywords

Pollen, feces, pollination, Phyllostomidae, interaction webs.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Polinización por murciélagos y adaptaciones a la nectarivoría

El transporte de polen entre flores o polinización es una función del ecosistema fundamental para la reproducción de la mayoría de las angiospermas, que puede ser mediada por el viento (anemofilia) o por el agua (hidrofilia), aunque más frecuentemente es mediada por diversos animales como insectos y vertebrados (zoofilia). En este último caso, se generan con frecuencia interacciones de mutualismo en las que los animales, al obtener recursos para su alimentación, como néctar y polen, entran en contacto con las partes fértiles de las flores y pasivamente transportan el polen hacia los estigmas de la siguiente flor que visiten favoreciendo así el éxito reproductivo de las plantas (Endress, 1992; Meléndez *et al.*, 2020). Las complejas interacciones que se establecen entre las plantas y los animales que visitan flores han atraído desde hace siglos el interés de los naturalistas (Gómez, 2002). Sin embargo, la polinización mediada por vertebrados es relativamente poco común y menos conocida en comparación con la mediada por insectos (Devy & Davidar, 2003). Entre los vertebrados se destacan como polinizadores las aves, murciélagos, pequeñas lagartijas, y pequeños mamíferos no voladores como roedores (Willmer, 2011). Si bien los costos incurridos por las plantas para atraer y recompensar a estos polinizadores vertebrados de mayor demanda metabólica son mayores (Cruden, 1972), éstos son compensados por grandes beneficios como visitas potencialmente más confiables y capacidad de transporte de más cantidad de polen y a mayores distancias (Fleming *et al.*, 2009). En efecto, un meta-análisis en especies polinizadas por animales demuestra que la exclusión de vertebrados como polinizadores, y no la de insectos, produce una reducción en la formación de frutos y semillas en promedio de más del 50%, y que esta reducción es aún mayor (83%) cuando se excluyen murciélagos (Ratto *et al.*, 2018).

Los murciélagos son importantes agentes polinizadores en regiones tropicales y subtropicales del mundo (Willmer, 2011; Ratto *et al.*, 2018). En sólo dos de las 21 familias del orden Chiroptera se encuentran especies fitófagas morfológicamente adaptados a la nectarivoría (Tschapka & Dressler, 2002; Willmer, 2011): Pteropodidae o zorros voladores, presentes en regiones tropicales y subtropicales de África, Asia y Oceanía; y Phyllostomidae o filostómidos, que se encuentran en regiones tropicales y subtropicales de América (Fleming *et al.*, 2009). Para el Neotrópico existen registros de visitas por murciélagos para unas 360 especies vegetales (Fleming *et al.*, 2009), muchas de las cuales tienen interacciones especializadas con estos animales, es decir, que los murciélagos son sus polinizadores más importantes (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014). Las interacciones especializadas de polinización, como consecuencia de la selección natural ejercida por los polinizadores más eficientes, resultan en rasgos florales ajustados a los hábitos, morfologías, capacidades sensoriales-

cognitivas y demandas energéticas de estos polinizadores (Stebbins, 1970; Fenster *et al.*, 2004).

La combinación de rasgos florales adaptados a murciélagos como polinizadores conforma el síndrome de la quiropterofilia e incluye típicamente las siguientes características: flores de fácil acceso al estar ubicadas de manera expuesta sobre ramas y troncos (caulifloria), pendiendo de tallos largos (flagelifloria) o sobresaliendo por encima del follaje (estilifloria); formas florales que optimizan la transferencia de polen como el “tipo campana” o “tipo pincel” que portan múltiples estambres que sobresalen de la corola; tamaños florales relativamente grandes que soportan la fuerza mecánica ejercida por sus visitantes; anthesis nocturna; coloraciones apagadas; fragancias florales intensas y desagradables al olfato humano, que sirven como atrayentes a larga distancia; y abundante néctar de baja concentración (Fig. 1) (van der Pijl, 1961; Dobat & Peikert-Holle, 1985; Tschapka & Dressler, 2002; Muchhala & Tschapka, 2020). Estas características han evolucionado promoviendo la atracción de polinizadores nocturnos, voladores y relativamente grandes en comparación con otro tipo de polinizadores.

En el Neotrópico habitan 56 especies de murciélagos con adaptaciones a la nectarivoría (subfamilias Glossophaginae y Lonchophyllinae de la familia Phyllostomidae). Dichas adaptaciones incluyen hocicos prolongados, que facilitan el acceso a nectarios ocultos dentro de las flores; lenguas alargadas con papilas filiformes o surcos laterales, que facilitan la extracción de néctar; dentición reducida en respuesta a una dieta mayormente fluida (Freeman, 1995; Tschapka & Dressler, 2002; Datzmann *et al.*, 2010; Díaz *et al.*, 2021); y capacidad de vuelo sostenido que mejora la eficiencia en la búsqueda de alimento al permitir tanto beber néctar sin aterrizar en flores (von Helversen, 1993) como visitar gran cantidad de flores en poco tiempo (Tschapka, 1998). Los murciélagos hacen uso de sus habilidades sensoriales, olfato, visión y ecolocalización, cuando se encuentran en búsqueda de flores (Fig. 1) (Tschapka & Dressler, 2002; Fleming *et al.*, 2009). Los murciélagos pueden encontrar flores desde largas distancias gracias al olfato y se ha comprobado que son atraídos de forma innata por ciertos compuestos volátiles de las flores, especialmente por aquellos que contienen azufre como el disulfuro de dimetilo (Bestmann *et al.*, 1997; von Helversen *et al.*, 2000). En cuanto a la visión, algunas especies de Glossophaginae perciben longitudes de onda verde y ultravioleta por lo que podrían discriminar colores bajo la luz del crepúsculo y el amanecer, mientras que algunas especies de Lonchophyllinae solo perciben la luz verde (ver anexo Domingos-Melo *et al.*, 2021). A su vez, especies de ambas subfamilias cuentan con fotorreceptores de alta sensibilidad que les permiten ver en la oscuridad aunque no discriminen colores (Muchhala & Tschapka, 2020). La ecolocalización consiste en emitir señales acústicas de alta frecuencia que devuelve

ecos a los murciélagos y les permite obtener información sobre la distancia y tamaño de los objetos (Altringham & Fenton, 2003) como así también reconocer flores y lograr la coordinación de aproximación (Simon *et al.*, 2014). Algunas plantas presentan adaptaciones que les posibilitan ser encontradas más fácilmente por los murciélagos a través de la ecolocalización, como es el caso de *Mucuna holtonii* (Kuntze) Moldenke (Fabaceae). y *Marcgravia evenia* Krug & Urb. (Marcgraviaceae), que respectivamente presentan un pétalo o una hoja por encima de la inflorescencia con una forma inusualmente cóncava que actúa a modo de parábola reflectora de ecos (von Helversen & von Helversen, 1999). Por último, los murciélagos nectarívoros hacen uso de su excelente memoria espacial para poder reubicar las plantas y flores de las cuales ya se habían alimentado, reduciendo así los costos energéticos de búsqueda de nuevas flores (Fleming *et al.*, 2009; Muchhala & Tschapka, 2020).

Además de las especies de murciélagos adaptados a la nectarivoría, en el Neotrópico otras especies de filostómidos hacen uso del recurso floral como complemento a sus dietas frugívoras u omnívoras, como algunas de las subfamilias Carollinae, Phyllostominae, Rhinophyllinae y Stenodermatinae (Rojas *et al.*, 2011).

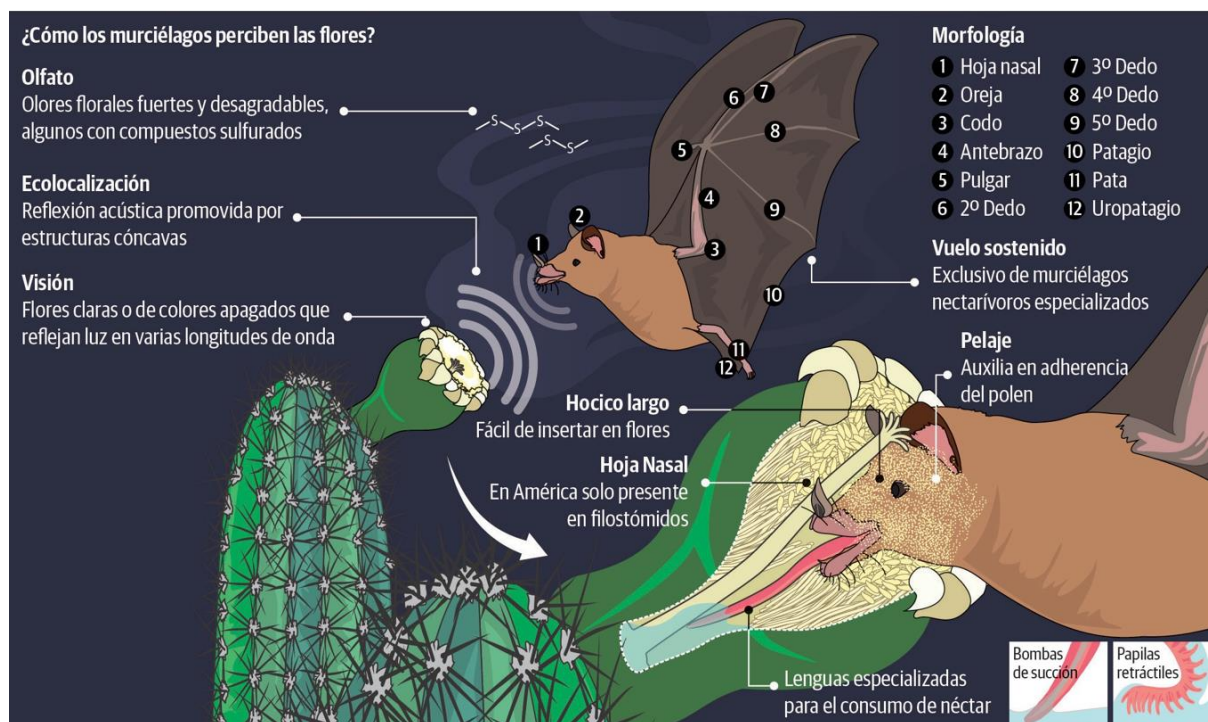


Figura 1. Detalles de la morfología de los murciélagos nectarívoros y su asociación con las flores. Se ilustra la visita del murciélago nectarívoro de Vieira (*Xeronycteris vieira*, Lonchophyllinae) a una flor de *Pilocereus pachycladus* (Cactaceae) en la Caatinga en Brasil. Tomado de Boero *et al.*, 2022.

1.2 Murciélagos nectarívoros en el Neotrópico: distribución y plantas asociadas

En el Neotrópico, las 56 especies de murciélagos adaptados a la nectarivoría se distribuyen entre los 30° N y los 30° S, desde el sur de EEUU y norte de México, hasta el norte de Chile, norte de Argentina, Paraguay y sur de Brasil (von Helversen, 1995; Díaz *et al.*, 2021), donde polinizan al menos unas 360 especies vegetales (Fleming *et al.*, 2009). La mayor diversidad de especies nectarívoras y posiblemente de plantas que visitan se presenta en las regiones tropicales y disminuye hacia las subtropicales (Fleming *et al.*, 2005).

En el noroeste y noreste de Argentina discurren dos sectores del límite austral de distribución de los murciélagos nectarívoros (NOA y NEA respectivamente) (Fig. 2) y sólo se conoce de manera parcial qué especies de plantas son polinizadas por estos murciélagos en el NOA, específicamente en las Yungas de Salta y Jujuy, donde habitan las especies nectarívoras *Anoura caudifer* (É. Geoffroy Saint-Hilaire) y *Glossophaga soricina* (Pallas) (Glossophaginae) (Barquez *et al.*, 2020). Por lo que se conoce hasta ahora, el ensamble de plantas quiropterófilas está compuesto principalmente por *Melidiscus giganteus* (L.) Raf. (Cleomaceae), *Nicotiana otophora* Griseb. (Solanaceae), *Callianthe nivea* (Griseb.) Dorr, *Helicteres lhotzkyana* (Schott & Endl.) K. Schum., *Pseudobombax argentinum* (R.E. Fr.) A. Robyns (Malvaceae) y *Pitcairnia oranensis* L.B. Sm. (Bromeliaceae) (Boero, 2021). Además, en el mismo sector, mediante un análisis palinológico de heces de *A. caudifer* y tres especies frugívoras del género *Sturnira* (Stenodermatinae), se registró una alta diversidad de tipos polínicos (Sotar, 2021), algunos de los cuales podrían provenir del consumo de néctar, tales como *Abutilon* (o *Callianthe*, Malvaceae, ver Donnell *et al.*, 2012) y Bromeliaceae, mientras que otros provendrían de la florivoría, como *Schinus* (Anacardiaceae), o de la contaminación por el consumo de frutos, como Piperaceae.

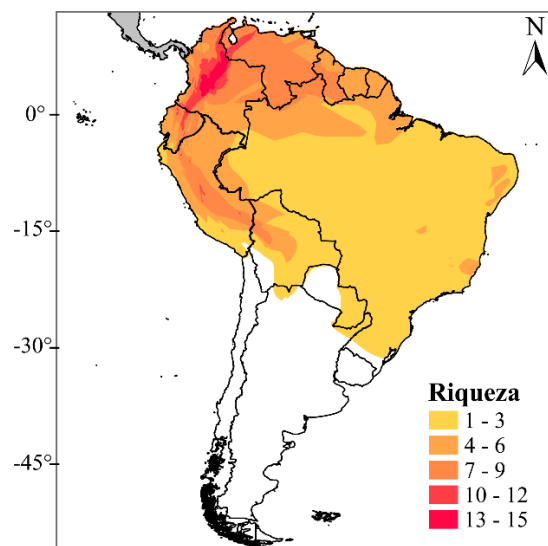


Figura 2. Riqueza de especies de murciélagos nectarívoros de Sudamérica. Modificado de Boero *et al.*, 2022.

En el sector NEA de distribución de los murciélagos nectarívoros, en la Selva Paranaense y marginalmente en el Chaco Húmedo y el Delta e Islas del Paraná, habita sólo *G. soricina* (Barquez *et al.*, 2020; Collet & D’Occhio, 2020). Como este murciélago depende al menos parcialmente del néctar y es un importante polinizador en la biorregión de la Mata Atlántica (Iamara-Nogueira *et al.*, 2022), de la cual la Selva Paranaense forma parte (Bioregions, 2023), se espera encontrar también en el NEA especies vegetales que les provean esta fuente de alimento. Sin embargo, se desconocen en la región qué especies vegetales visita este murciélago en busca de néctar y si efectivamente actúa como polinizador. Además, en el NEA conviven con *G. soricina* ocho especies frugívoras de las subfamilias Carollinae y Stenodermatinae (Barquez & Díaz, 2020), para las cuales se desconoce igualmente si complementan sus dietas con néctar en esta región.

Glossophaga soricina es muy común en gran parte de su distribución, que se extiende ampliamente al este de la Cordillera de los Andes, abarcando el norte de Sudamérica hasta Paraguay, norte de Argentina y sur de Brasil (Calahorra *et al.*, 2021), por lo que, a nivel global, su estado de conservación es de “Preocupación Menor” (Barquez *et al.*, 2015). Sin embargo, en Argentina donde es poco abundante, esta especie se encuentra categorizada como “Vulnerable” (Boero *et al.*, 2019). Su dieta, que varía según la disponibilidad de recursos, está compuesta por néctar y polen, pero además se complementa con insectos y frutos (Álvarez *et al.*, 1991; Boero, 2021). Particularmente para Misiones, solo ha sido registrada con muy baja frecuencia en el departamento San Ignacio, específicamente en la Reserva Teyú Cuaré (Barquez *et al.*, 1999) y Reserva Natural Osununú (Palmerio *et al.*, 2022). Ambas reservas son colindantes y, en conjunto, conforman el Área de Importancia para la Conservación de los Murciélagos (AICOM) Osununú/Teyú Cuaré (A-AR-003, Palmerio *et al.*, 2022). Este estatus ha sido avalado por la Red Latinoamericana y del Caribe para la Conservación de los Murciélagos (RELCOM, Barquez *et al.*, 2022). La designación del AICOM Osununú/Teyú Cuaré se fundamentó en el hecho de que el área alberga una alta diversidad de quirópteros y contiene refugios de especies importantes para conservar. Uno de los refugios encontrados dentro del área representa la única colonia de *G. soricina* conocida para esta especie en el NEA. El refugio es además compartido con la especie frugívora *Carollia perspicillata* (Linnaeus) (Carollinae) (Fig. 3), cuya dieta está compuesta en su mayor parte por frutos de arbustos y árboles pequeños como *Piper*, *Solanum* y *Cecropia*, además de insectos y, eventualmente, también néctar y polen (Bredt *et al.*, 2012; Sanchez *et al.*, 2012).



Figura 3. Reposando en el refugio, murciélagos de la colonia de la Reserva Natural Osununú, Misiones. A) *Glossophaga soricina*; B) *Carollia perspicillata*.

El registro de interacciones de polinización entre plantas y murciélagos en los márgenes australes resulta un gran desafío por los siguientes motivos: las especies de murciélagos nectarívoros y posiblemente las especies vegetales que ellos visitan son poco abundantes (Boero, 2021), las plantas quiropterófilas suelen tener flores a alturas inaccesibles para su estudio (Fleming *et al.*, 2005) y la interacción de polinización entre plantas y murciélagos ocurre de noche (Buxton *et al.*, 2022). Por tales motivos, contar con un refugio, como el de la Reserva Natural Osununú, brinda la posibilidad de evaluar, mediante estudios de la dieta, qué especies vegetales potencialmente polinizan las especies de murciélagos allí presentes, en especial *G. soricina*, por pertenecer al gremio nectarívoro (Boero, 2021). Por otro lado, es útil indagar sobre las especies vegetales potencialmente polinizadas por murciélagos en el sur de la Mata Atlántica, biorregión donde se encuentra Osununú, ya que puede facilitar el registro de este tipo de interacciones de dos maneras: por un lado, permite determinar si los murciélagos se encuentran entre sus polinizadores en estudios focalizado en plantas y, por otro lado, comparar el polen de las plantas con el encontrado en la dieta en estudios focalizados en murciélagos nectarívoros. Dicha indagación puede realizarse evaluando cuáles especies de la región responden al síndrome de quiropterofilia, aunque se carezca de evidencia de polinización por murciélagos, y además evaluando cuáles especies de la región se sabe que son polinizadas por murciélagos en otras regiones. Por lo tanto, la desafiante tarea de registrar este tipo de interacciones a campo puede facilitarse analizando los rasgos florales de la flora de la región, así como realizando búsquedas bibliográficas para detectar aquellas especies con registro de polinización por murciélagos y que a su vez habitan en Argentina.

Cada vez es más evidente que nuestra percepción sobre la salud de los ecosistemas debe centrarse en las interacciones entre especies antes que las especies mismas, ya que las primeras permiten la subsistencia de las segundas. Por ejemplo, el monitoreo de las interacciones de polinización en las que participan especies de murciélagos y plantas permite detectar anticipadamente el riesgo de extinción ya que la pérdida de interacciones antecede a la de las especies (Valiente-Banuet, 2015). Por lo tanto, el conocimiento sobre las interacciones mutualistas de polinización ayudaría a reforzar las estrategias de conservación de las especies y sus interacciones, tanto en el AICOM Osununú/Teyú Cuaré en particular, como en el margen sureste de distribución de la quiropterofilia.

2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Hipótesis

- 1) La polinización de plantas por murciélagos nectarívoros es una función ecosistémica presente en Misiones.
- 2) Los murciélagos fitófagos, *Glossophaga soricina* y *Carollia perspicillata*, hacen uso de recursos florales de especies nativas de la Reserva Natural Osununú, Misiones.

Objetivo general

Realizar una recopilación de las especies vegetales potencial o efectivamente polinizadas por murciélagos en la Provincia de Misiones y Reserva Natural Osununú, sobre la base tanto de lo conocido en el Neotrópico y en el Sur de la Mata Atlántica, como del estudio de dietas.

Objetivos específicos

1. Analizar los patrones de interacción de polinización por murciélagos en el sur de la Mata Atlántica sobre la base de recopilación bibliográfica.
2. Generar una base de datos de especies vegetales potencial y efectivamente polinizadas por murciélagos a nivel neotropical y sur de la Mata Atlántica, que a su vez habitan en Argentina, con especial referencia a la Provincia de Misiones y la Reserva Natural Osununú.
3. Describir la composición polínica de la dieta de *Glossophaga soricina* y *Carollia perspicillata* a través del análisis de heces recolectadas en Osununú.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en la Reserva Natural Osununú, departamento de San Ignacio, Misiones (27° 16' 45'' S; 55° 34' 40'' E) y sectores colindantes a la Reserva (Fig. 4 y 5). Osununú integra el Sistema de Áreas Protegidas de la Provincia de Misiones, pertenece a la Fundación Temaikèn y, por su carácter de privada, forma parte de la Red Argentina de Reservas Naturales Privadas. La misma cuenta con una superficie de 168 hectáreas y se encuentra en el extremo sur de la ecorregión Selva Paranaense, una selva subtropical húmeda. En esa porción de la ecorregión, el clima es cálido y húmedo, las precipitaciones, distribuidas de manera relativamente uniforme a lo largo del año, rondan los 1600 mm y la temperatura media anual es de 20° C aproximadamente. La vegetación se caracteriza por una densa cobertura y por un estrato superior que alcanza los 40-50 m de altura. Entre las especies arbóreas se destacan los lapachos, laureles, el cedro misionero, palmeras, la araucaria, numerosas mirtáceas, entre otras (Keller *et al.*, 2019). En Osununú se encuentran especies vegetales de importancia por su rareza como lo son el urunday blanco (*Acosmium subelegans* (Mohlenbr.) Yakovlev), el pindocito (*Allagoptera campestris*, (Mart.) Kuntze), el ararí (*Calophyllum brasiliense* Cambess.), la orquídea vainilla (*Vanilla chamissonis* Klotzsch), como también especies adaptadas a vivir en los paredones de hasta 100 m de altura de gran valor de conservación. Por otro lado, la reserva brinda refugio a numerosos grupos de animales como aves, reptiles, anfibios, insectos, y al menos 17 especies de murciélagos. Dentro del conjunto edilicio de la Reserva, una habitación en desuso sirve de refugio a una colonia estable de murciélagos conformada por individuos de *Glossophaga soricina* y *Carollia perspicillata*.

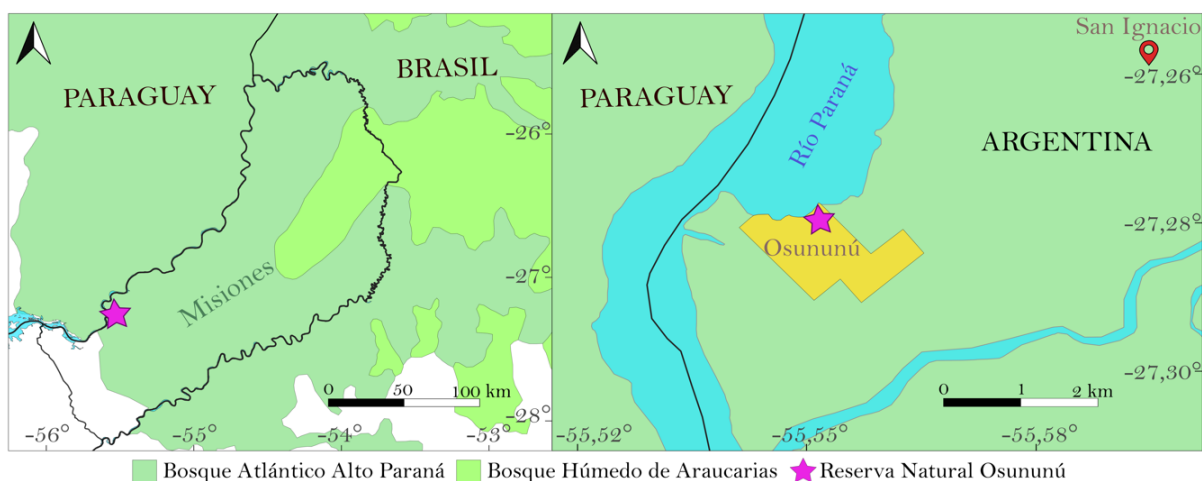


Figura 4. Ubicación del sitio de estudio en la Provincia de Misiones con las áreas de las ecorregiones de interés en este estudio.



Figura 5. Reserva Natural Osununú, San Ignacio (Misiones).

3.2 Interacciones de polinización planta-murciélago del Sur de la Mata Atlántica

Con el fin de estimar potencialmente la comunidad de plantas y murciélagos vinculados en interacciones de polinización tanto en composición específica como en la estructura de la red de interacción, partimos, para una búsqueda bibliográfica de registros de interacciones, del contexto ecológico en el que se encuentra inmerso el sitio de estudio. Suponemos que la comunidad focal debería tener similitud con lo conocido para el sur de la biorregión Mata Atlántica (en lo que sigue denominada “región de interés”) donde se localiza el sitio de estudio y que comprende la casi totalidad del territorio de la Provincia de Misiones. Esta región abarca el sur de Brasil, el este de Paraguay y parte del NEA, y está integrada por cuatro ecorregiones: “Bosque Atlántico Alto Paraná”, “Bosque Húmedo de Araucarias” (ambas también denominadas “Selva Paranaense”), “Bosque Costero Sierra del Mar” y “Restingas del Litoral Atlántico” (Bioregions, 2023). La búsqueda fue realizada a partir de la revisión de Florez-Montero y colaboradores (2022) sobre las interacciones entre plantas y murciélagos (que incluye frugivoría y nectarivoría) del Neotrópico que abarca el período desde 1957 hasta 2007. Esta búsqueda se complementó con registros posteriores de 2008 a agosto de 2023 a partir de la base de datos Scopus (2023). Se utilizó la misma estrategia de búsqueda de Florez-Montero y colaboradores (2022) referida a nectarivoría, por lo cual se formularon para búsqueda las siguientes cadenas de palabras claves en inglés y sus versiones en español o portugués: “bat” OR “bats” OR “Chiroptera” OR “Phyllostomidae”, + “pollen” OR “pollinat*” OR “nectar*” OR “plant interactions” OR “plant visitation”; además de país de filiación: Brasil OR Brazil OR Argentina OR Paraguay. El listado resultante fue filtrado

por tipo de interacción “nectarivoría” y por “región de interés”, según las coordenadas publicadas de los sitios de estudio mediante el uso del programa QGIS 3.34.

Con el fin de estimar el grado de compleción de los registros se construyeron curvas de acumulación de publicaciones, especies (de plantas y de murciélagos) e interacciones a lo largo del tiempo y del esfuerzo de muestreo. Para el análisis temporal se evaluó la acumulación de publicaciones e interacciones registradas en años consecutivos. Para el estudio según el esfuerzo de muestreo se evaluó la acumulación de especies e interacciones en función del número de interacciones registradas consecutivamente.

Se evaluó la distribución geográfica de las especies de plantas polinizadas por murciélagos construyendo dos mapas de riqueza de especies en el área de interés con el programa QGIS 3.34. Uno de ellos representa la riqueza por cada sitio de estudio y el otro la riqueza acumulada por área (celda 50 km x 50 km) en una grilla del área de interés.

Con la información obtenida de esta búsqueda se representaron las interacciones a modo de red bipartita, mediante la función *plotweb()* previamente reconfigurando la matriz de datos con la función *frame2webs()* del paquete ‘bipartite’ del programa R (R Core Team, 2022). Con el mismo paquete se obtuvieron parámetros descriptores de la red obtenida: conectancia, interacciones por especie, número de compartimentos y grado de anidamiento (NODF). La conectancia mide la proporción de interacciones que efectivamente ocurren respecto a todas las interacciones posibles. El número de interacciones por especie informa sobre el grado de especialización de las especies. El número de compartimentos se refiere a conjuntos de plantas y murciélagos que interactúan entre sí pero no lo hacen con ninguna otra especie de la comunidad. El patrón de interacciones anidado ocurre cuando las especies especialistas interactúan sólo con las generalistas, pero éstas interactúan también entre ellas. Ello da lugar a una marcada asimetría de la especificidad de las interacciones y a un núcleo de generalistas que interactúan entre sí además de hacerlo con los especialistas (Jordano *et al.*, 2009).

3.3 Especies vegetales potencialmente polinizadas por murciélagos en Argentina, Misiones y la Reserva Natural Osununú

Se realizó una búsqueda de especies potencialmente polinizadas por murciélagos en la Provincia de Misiones y Osununú, ya sea por tener en la literatura registros de polinización por murciélagos en otras regiones, así como por presentar rasgos concordantes con el síndrome de quiropterofilia, aunque carecieran de registros de polinización por estos animales. Dicha búsqueda tuvo como propósito, por un lado, elaborar una lista actualizada de especies candidatas en la región con el tipo de evidencia, que complemente los registros

obtenidos en este trabajo (ver más abajo) y, por el otro lado, contar con información que facilite la identificación del polen de las heces de murciélagos (ver más abajo), al construir una palinoteca y realizar una búsqueda bibliográfica dirigida sobre información palinológica.

Para realizar un listado de especies potencialmente polinizadas por murciélagos en Misiones y en la Reserva Natural Osununú, partimos de generar una nómina de las especies vegetales que habitan Argentina (con especial referencia a estas circunscripciones) y que presentan algún tipo de evidencia de polinización por murciélagos en otras regiones. Para tal fin, por un lado, se utilizaron registros de especies vegetales polinizadas por murciélagos en el Neotrópico disponibles en las revisiones de Fleming y colaboradores (2009), Bredt y colaboradores (2012) y en la obra arriba citada de Florez-Montero y colaboradores (2022). Por otro lado, se incluyó la lista de especies vegetales obtenida de la búsqueda bibliográfica propia para la región de interés (explicado arriba). Por último, se agregaron registros de otras partes de Argentina, que no se encuentran en las referencias anteriores (Giannini, 1999; Nattero *et al.*, 2003; Boero, 2021; Sotar, 2021). La presencia de las plantas en las provincias argentinas se obtuvo del Catálogo de Plantas Vasculares del Cono Sur (Zuloaga *et al.*, 2019) y de la base de datos Documenta Florae Australis (Instituto de Botánica Darwinion, <http://www.darwin.edu.ar/iris/>). Finalmente, recurrimos a una nómina de angiospermas de la provincia de Misiones (F. Zuloaga, com. pers.) y de otra de la Reserva Natural Osununú (Keller *et al.*, 2019) para analizar cuáles especies presentaban rasgos evidentemente concordantes con el síndrome de la quiropterofilia, es decir exposición, forma, tamaño y coloración de las flores.

3.4 Análisis palinológicos

Los análisis palinológicos se realizaron a partir de heces recolectadas durante ocho meses consecutivos, de agosto de 2022 a marzo de 2023 (ver Tabla A1, anexo), en el citado refugio que contaba con una colonia mixta de aprox. nueve individuos de *Carollia perspicillata* y aprox. 15 de *Glossophaga soricina*. El protocolo de recolección fue el siguiente: se colocó sobre el suelo del refugio una lámina de polietileno limpia de 3,0 x 1,5 m. Alternativamente, se utilizó, en vez de una lámina de polietileno, un trozo de tul de la misma medida suspendido 10 cm sobre el suelo. Cada mes, antes de renovar la lámina o el tul por una nueva y limpia, se colectaron al azar al menos 30 muestras que fueron guardadas en sobres individuales de papel con sus correspondientes etiquetas y conservadas a 4°C hasta su análisis. En razón de que la colonia de murciélagos en el refugio era mixta y de que las especies se superpusieron en el uso del espacio, en tamaño de las heces y en la composición de la dieta, no fue posible tener certeza de cuál de las dos especies provino cada muestra. En

ningún momento se manipularon murciélagos y, como medidas de bioseguridad se utilizaron barbijos N° 95 y guantes de látex para ingresar al refugio y coleccionar las muestras.

Para identificar las especies polinizadas por los murciélagos de la colonia mixta se analizó, por cada hez, la presencia y número de granos de polen por tipo polínico, identificado al menor nivel taxonómico posible. Para evitar sobreestimar la presencia de granos de polen que pudieran estar presentes por contaminación, un tipo polínico se consideró presente en la muestra cuando se vio representado por cuatro o más granos de polen (Heithaus *et al.*, 1975). Cabe resaltar que los murciélagos que incorporan recompensas florales en sus dietas ingieren principalmente el néctar y la presencia de polen en las heces puede ser indirecta, por ejemplo, debido al comportamiento de acicalamiento (“grooming”), aunque el consumo de polen deliberado también es posible (Herrera & Martínez Ríos, 1998; Tschapka & Dressler, 2002). Se procesaron un total de 80 heces (diez por mes).. Bajo la lupa, de cada hez, se recogió una muestra utilizando un pequeño bloque (aprox. 1 mm³) de gelatina glicerinada con fucsina, un colorante utilizado para teñir diferencialmente la exina del polen (Kearns & Inouye, 1993). Luego, se retiraron fragmentos mayores adheridos a la gelatina como partes de frutos e insectos. Inmediatamente, la muestra se montó entre portaportales y cubre-objetos, y se selló con parafina (Kearns & Inouye, 1993). Los preparados se observaron bajo microscopio óptico (Zeiss Axiophot) con objetivo de 100x. Los tipos polínicos se identificaron por comparación con una palinoteca de referencia (ver más abajo) y consulta de la bibliografía (Erdtman, 1966; Markgraf & D'Antoni, 1978; Pire *et al.*, 1998, 2001, 2006). La identificación de los mismos se basó en la observación de características polínicas como agregación de los granos, dimensión de los granos, tipo de apertura (colpos o poros), grabaduras de la pared polínica y grosor de la exina. Para la medición de los rasgos se utilizaron fotografías escaladas con un patrón métrico microscópico (Zeiss) y el programa de procesamiento de imágenes ImageJ (versión 1.54d; <https://imagej.net/ij/download.html>).

Algunos tipos polínicos en las heces, aunque estén presentes en cantidades superiores a la considerada como contaminación, no provendrían del consumo de néctar sino de polen residual asociado a los frutos que los murciélagos ingieren. Esto está evidenciado por la presencia de semillas compatibles con la especie de la cual proviene el tipo polínico o bien, debido a que por los rasgos florales, se infiere que los murciélagos no podrían acceder al néctar, por ejemplo por ser las flores demasiado pequeñas (Boero, 2021; Sotar, 2021). Por tal motivo se diferenciaron los tipos polínicos como provenientes del consumo de néctar o por contaminación por vía de la frugivoría o florivoría.

Para construir una palinoteca de referencia, durante las campañas de muestreo realizadas en agosto y noviembre de 2022 en la Reserva Natural Osununú y alrededores, se

colectaron ejemplares de herbario de especies potencialmente consumidas por murciélagos, ya sea por su néctar o frutos (Bredt *et al.*, 2012), que fueron utilizadas de referencia para identificar los restos vegetales (polen y frutos) encontrados en las heces. Para la búsqueda a campo se tuvieron en cuenta las especies potencialmente quiropterófilas (explicado arriba), así como otras candidatas encontradas en el área de estudio. De las especies de interés no encontradas en el campo se obtuvo material de ejemplares depositados en los herbarios CTES y CORD. Se extrajo polen de las anteras y se realizaron preparados polínicos de igual manera que para las heces. Si bien no se estudió la parte frugívora de la dieta de modo sistemático, para aquellas muestras con polen potencialmente proveniente de contaminación por el consumo de fruto, se evaluó la presencia de semillas y se compararon con semillas obtenidas de los frutos colectados a campo. El material recolectado en ambas campañas fue depositado en el herbario CORD con los números AAC 6523 al AAC 6573, AAC 6576, AAC 6580 al AAC 6611.

3.5 Análisis de datos

Para analizar la composición de la dieta de la colonia mixta de *G. soricina* y *C. perspicillata* se calculó la riqueza de tipos polínicos por muestra (hez). Además, se calculó la riqueza de especies (número de tipos polínicos) y del índice de diversidad de Shannon-Wiener de la dieta por mes. Ambos fueron calculados con las funciones *specnumber()* y *diversity()* del paquete ‘vegan’, para calcular la riqueza y el índice de diversidad respectivamente. El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$H' = - \sum_{i=1}^n pi * \log_2 pi$$

donde pi es la proporción de la frecuencia de la categoría alimenticia i .

Para determinar si la dieta estuvo lo suficientemente representada con las muestras analizadas, se realizaron curvas de acumulación de especies vegetales (sensu Gotelli & Colwell, 2001) con la función *specaccum()* del paquete ‘vegan’ de R para determinar visualmente si la asíntota fue alcanzada. Además, se estimó la riqueza de especies esperada extrapolando mediante el estimador no paramétrico “Bootstrap” basado en la abundancia de cada especie, en este caso número de granos de polen (Gotelli & Colwell, 2001). Para el cálculo de la riqueza extrapolada se utilizó la función *specpool()* del paquete ‘vegan’.

Para evaluar la importancia de los tipos polínicos a lo largo del tiempo en la dieta se calculó la frecuencia de aparición y el número de granos de polen de cada tipo polínico por mes. Dichos análisis se realizaron mediante el software de análisis de datos R.

4. RESULTADOS

4.1. Interacciones de polinización planta-murciélago del Sur de la Mata Atlántica

Hasta el 25 de agosto de 2023 se han publicado 41 artículos con registros de interacción de polinización entre plantas y murciélagos en el sur de la Mata Atlántica. Estas interacciones comprenden al menos 55 especies de plantas que con seguridad son distintas. Este número puede ascender hasta 59 si se incluyen especies identificadas a nivel de género que se desconoce si son o no distintas a las anteriores. En total, estas plantas pertenecen a 18 familias. Al menos 12 especies de murciélagos se vinculan con estas plantas por medio de un total de 143 interacciones, de las cuales 111 fueron únicas. Bromeliaceae, Fabaceae y Malvaceae son las familias de plantas mejor representadas con más de 25 especies polinizadas por murciélagos cada una. La curva de acumulación de publicaciones y de interacciones (Fig. 6) muestra un incremento aproximadamente lineal de artículos e interacciones a lo largo del tiempo con un escalón en la década de 1990 sin signos de saturación de interacciones.

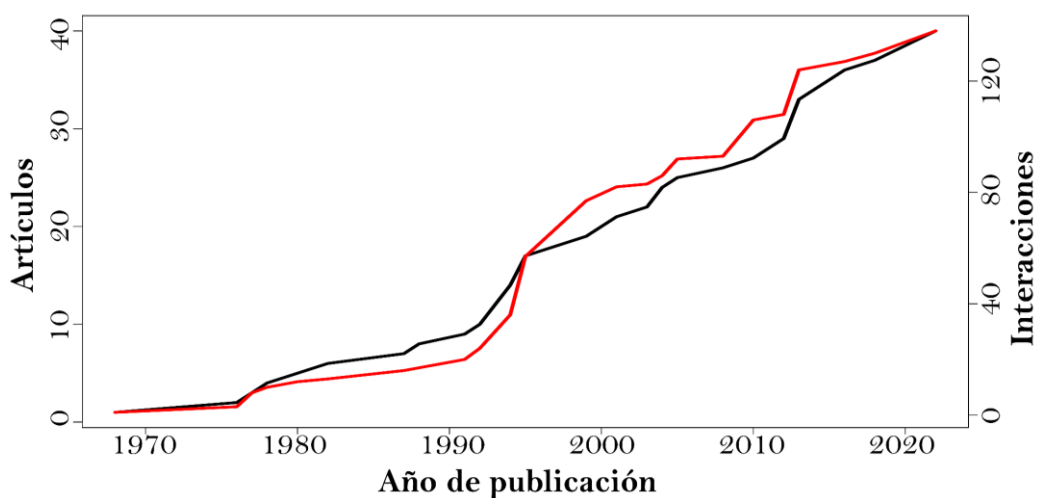


Figura 6. Registro bibliográfico de interacciones de polinización de plantas por murciélagos en el sur de la Mata Atlántica. Las curvas indican acumulación de publicaciones (negro) e interacciones (rojo) en el período 1967-2023.

En cuanto a la acumulación de especies e interacciones en función del esfuerzo de muestreo, las curvas muestran un patrón también fuertemente lineal y sin signos de saturación

(Fig. 7). En promedio, cada 20 registros se aportan alrededor de seis nuevas especies de plantas, una especie de murciélago y 14 nuevas interacciones.

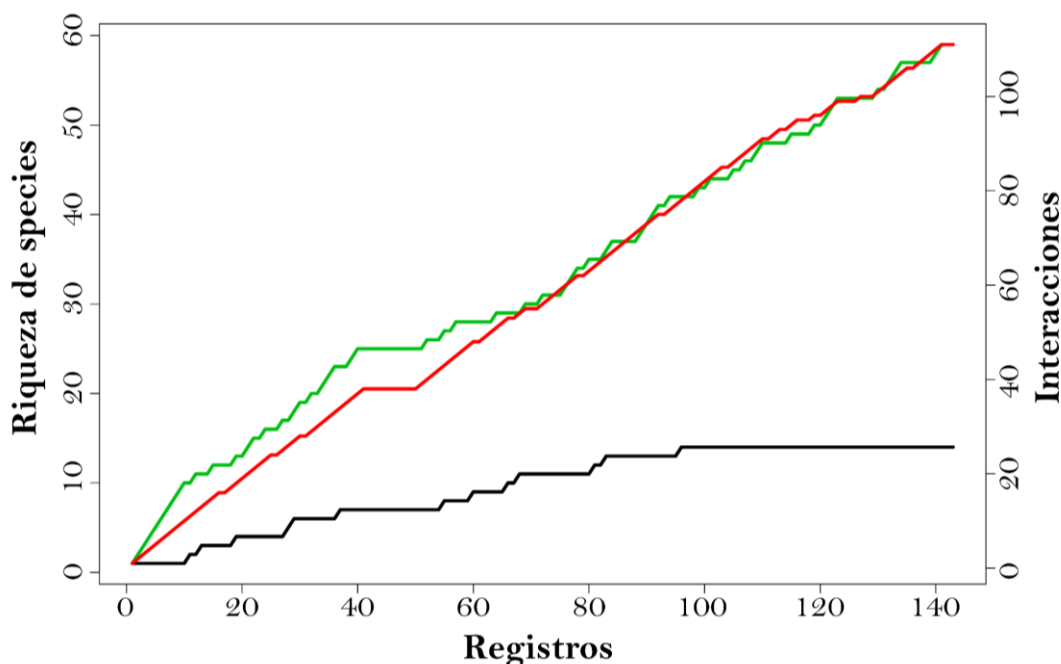


Figura 7. Nuevos registros acumulados de especies de plantas, murciélagos e interacciones de polinización en el período 1967-2023 en función del número de interacciones registradas en el sur de la Mata Atlántica. Las curvas indican acumulación de especies de plantas (verde), especies de murciélagos (negro) e interacciones (rojo).

La recopilación de los 41 estudios donde se registraron interacciones de polinización entre plantas y murciélagos en el Sur de la Mata Atlántica arrojó 36 sitios. En cada sitio se registraron hasta 10 especies de plantas asociadas con este tipo de interacción. Todos los sitios, excepto dos, se encuentran en las ecorregiones del Bosque Costero Sierra del Mar y Bosque Atlántico Alto Paraná (Fig. 8). Los únicos sitios fuera de estas dos ecorregiones se encuentran en el Bosque Húmedo de Araucaria, muy próximo a la transición con el Bosque Costero Sierra del Mar. Cuando se agregan los sitios de estudio por área (celdas de 50 km x 50 km) de la grilla, se conforman comunidades de hasta 15 especies de plantas. La mayor cantidad de celdas con registros y la más alta riqueza sumada se localiza en la ecorregión Bosque Costero Sierra del Mar con una riqueza máxima en el área costera del Estado de San Pablo (Brasil) al norte de la Isla de San Sebastián, entre los 23° 49' S y 23° 21' S.

Los sitios de estudio más cercanos a la Reserva Natural Osununú (Estados Río Grande del Sur y Paraná) se encuentran a unos 580 o 700 km de distancia en línea recta y se ubican dentro de la ecorregión Bosque Húmedo de Araucaria.

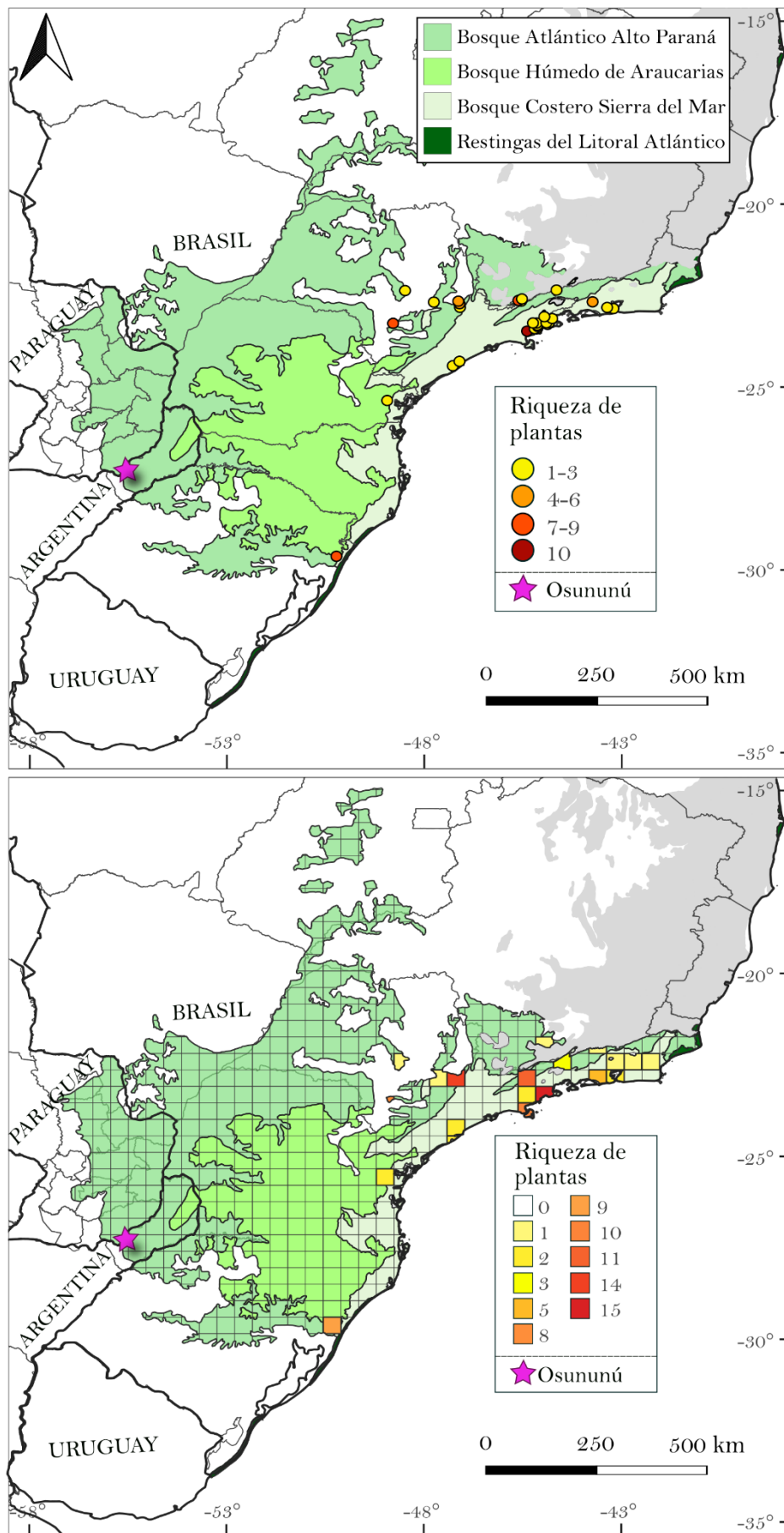


Figura 8. Mapas de riqueza de especies del área de interés donde se evalúa la distribución geográfica de las especies de plantas polinizadas por murciélagos. Arriba: riqueza por cada sitio de estudio; abajo: riqueza acumulada por área (celda 50 km x 50 km).

La red de 111 interacciones de polinización de plantas por murciélagos en el sur de la Mata Atlántica tuvo las siguientes métricas: conectancia = 0.13, interacciones por especie = 1.52, número de compartimentos = 1, anidamiento = 46.96 (Fig. 9). Estas métricas caracterizan a la red como poco conectada, altamente anidada y con un sólo módulo. Las especies nativas *Pseudobombax grandiflorum* y *Lafoensia glyptocarpa* con seis y cinco interacciones respectivamente son las más conectadas. Entre los murciélagos, *Anoura caudifer* y *Glossophaga soricina* fueron las especies más conectadas con 43 y 28 interacciones respectivamente (Fig. 9). Si este análisis se restringe a las especies de plantas y murciélagos presentes en Misiones, la red resulta conformada por nueve especies de plantas y cinco de murciélagos que se vinculan a través de siete interacciones entre especies presentes en dicha provincia.

4.2 Especies vegetales potencialmente polinizadas por murciélagos en Misiones y en la Reserva Natural Osununú

De los registros de especies vegetales polinizadas por murciélagos en el Neotrópico, con especial referencia a la región sur de la Mata Atlántica, se obtuvo un listado final de 33 especies que habitan en Argentina: 29 nativas y cuatro exóticas, pertenecientes a 17 familias, de las cuales 18 se encuentran en la Provincia de Misiones (14 nativas y cuatro exóticas) y seis en la Reserva Natural Osununú (todas nativas, Fig. 10) (Tabla 1). Del total de especies, 14 de Argentina y cinco de Misiones presentan rasgos compatibles con la quiropterofilia, mientras que ninguna de Osununú lo hace. A partir de los listados de angiospermas de la provincia de Misiones y de la Reserva Natural Osununú se obtuvo una nómina tentativa de seis especies de Misiones, una de ellas presente en Osununú (*Chelonanthus viridiflorus*) sospechadas de ser polinizadas por murciélagos por poseer rasgos compatibles con la quiropterofilia, aunque no se cuenten con registros de polinización por estos animales en el Neotrópico (Tabla 2, Fig. 11). Según los registros, cinco de estas seis especies sospechadas tienen como especies congéneres polinizadas por murciélagos

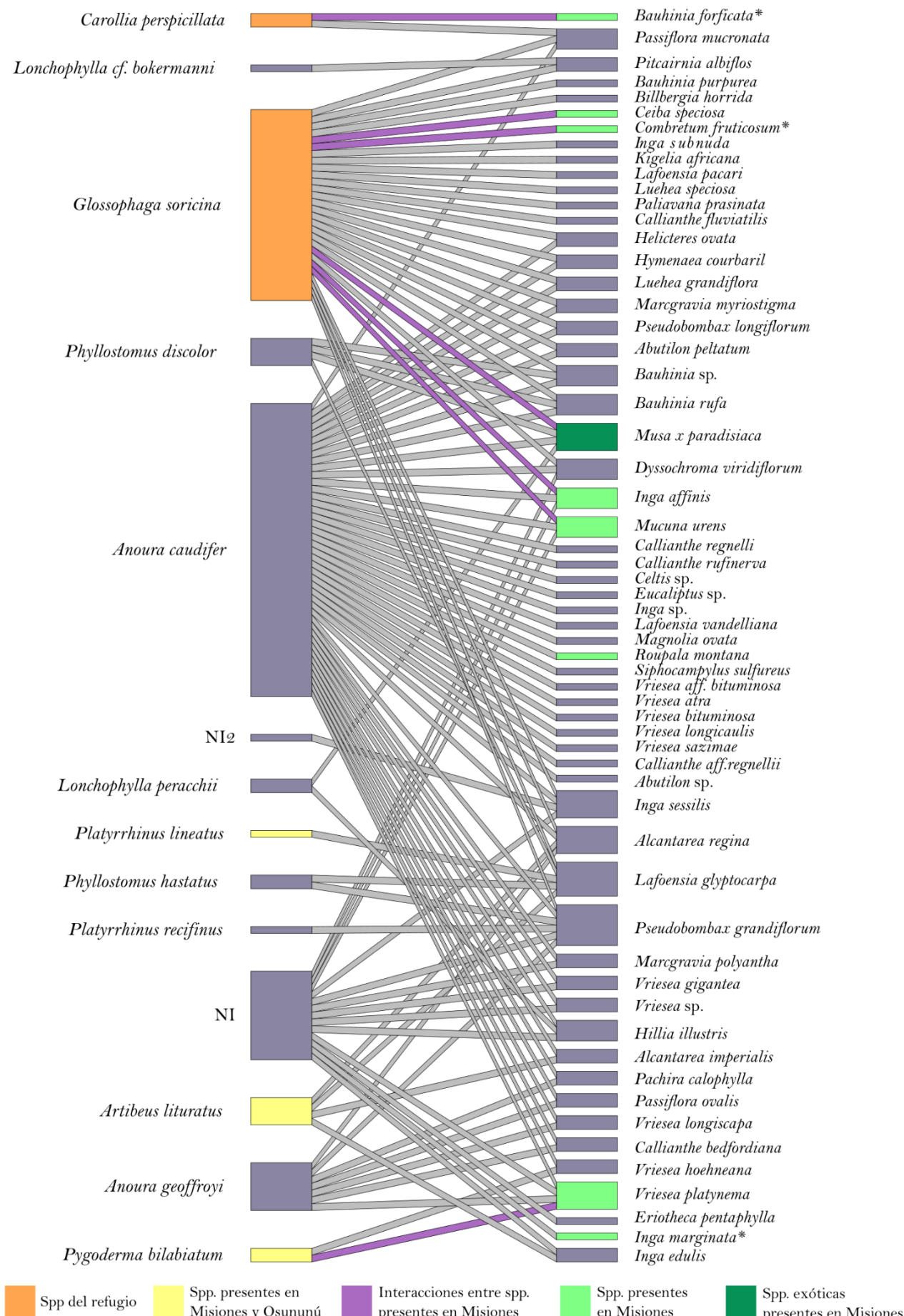


Figura 9. Red de interacciones de polinización de plantas por murciélagos en el sur de la Mata Atlántica. Datos obtenidos de recopilación bibliográfica (ver Tabla A2, anexo). *Especies vegetales presentes en Osununú.

Tabla 1. Listado de especies vegetales y su distribución en Argentina con evidencia de polinización por murciélagos. Referencias: Buenos Aires (Bs As), Catamarca (Cat), Chaco (Cha), Córdoba (Cba), Corrientes (Cor), Entre ríos (Eri), Formosa (For), Jujuy (Juj) La Pampa (LP), Misiones (Mis), Santa Fe (Sfe), Salta (Sal), Tucuman (Tuc); † Especies exóticas.*Registradas en Osununú. Se resalta en negrita: 1) la Provincia de Misiones para las especies vegetales que allí habitan; 2) las especies que responden al síndrome de quiropterofilia y; 3) las ecorregiones que conforman el sur de la Mata Atlántica, que se corresponde con interacciones recopiladas mediante la búsqueda bibliográfica para dicha región.

Especies de plantas	Provincias de Argentina	Síndrome floral	Especies de murciélagos visitantes	Tipo de evidencia	País	Ecorregión del neotrópico	Referencia
Acanthaceae							
<i>Thunbergia grandiflora</i> †	Tuc, Cor, Cha, Mis , Sfe, Bs As, LP	Melitofilia	<i>Glossophaga soricina</i>	Obs. directas	Colombia	Amazonia-Orinoco-Manglares del Caribe meridional	Lemke, 1984
Anacardeaceae							
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	Cha, Juj, Sal	Melitofilia	<i>Anoura caudifer</i>	Polen en heces	Argentina	Yungas andinas del sur	Sotar, 2021
Aquifoliaceae							
<i>Ilex argentina</i>	Cat, Juj, Sal, Tuc	Entomofilia	<i>Sturnira lilium</i>	Polen en heces	Argentina	Yungas andinas del sur	Sotar, 2021
Bignoniaceae							
<i>Dolichandra chodattii</i>	Juj, Sal	Ornitofilia	<i>Sturnira lilium</i>	Polen en heces	Argentina	Yungas andinas del sur	Sotar, 2021
<i>Spathodea campanulata</i> †	Sal, Juj, Tuc, Mis , Cor, Bs As	Ornitofilia	<i>Monophyllus redmani</i> <i>Phyllonycteris poeyi</i>	Polen en heces	Cuba	Bosques húmedos cubanos	Mancina <i>et al.</i> , 2006
Boraginaceae							
<i>Cordia alliodora</i>	Sal	Entomofilia	<i>Glossophaga soricina</i> <i>Choeronycteris mexicana</i> <i>Musonycteris harrisoni</i>	Polen en contenido estomacal	México	Varias localidades	Alvarez & Sánchez-Casas, 1997
Bromeliaceae							
<i>Pitcairnia oranensis</i>	Sal	Quiropterofilia	<i>Glossophaginae</i>	Filmación de visita floral	Argentina	Yungas andinas del sur	Boero, 2021

Especies de plantas	Provincias de Argentina	Síndrome floral	Especies de murciélagos visitantes	Tipo de evidencia	País	Ecorregión del neotrópico	Referencia
<i>Vriesea platynema</i>	Sal, Mis	var. platynema de Argentina ornitofilia	<i>Anoura caudifer</i>	Polen en pelaje	Brasil	Bosque húmedo de Araucaria	Kaehler <i>et al.</i> , 2005
			<i>Anoura geoffroyi</i> <i>Pygoderma bilabiatum</i> NN sp.	Obs. de visita floral	Brasil	Alto Paraná	Scultori, 2010
Capparidaceae							
<i>Crateva tapia</i>	Cha, Cor, For, Sfe	Esfingofilia Quiropterofilia	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Artibeus lituratus</i> <i>Carollia perspicillata</i> <i>Glossophaga soricina</i> <i>Phyllostomus discolor</i>	Polen en pelaje	Costa Rica	Bosques secos centroamericanos	Heithaus <i>et al.</i> , 1975
			<i>Glossophaga soricina</i> <i>Glossophaga soricina</i>	Obs. directas	Brasil	Bosques húmedos de Tocantins/Pindare	de Carvalho, 1961
<i>Cynophalla flexuosa</i>	Cha, Cor, For, Mis, Sfe	Quiropterofilia	<i>Glossophaga soricina</i> <i>Lonchophylla mordax</i>	Polen en heces y/o contenido estomacal	Brasil	Catinga	Silva, 2007
			<i>Leptonycteris curasoae</i>	Polen en heces y/o pelaje	Venezuela	Matorral xerófilo de Paraguaná	Martino <i>et al.</i> , 2002
Caricaceae							
<i>Carica papaya</i>	Cha, Cor, For, Mis*, Sal, Tuc	Esfingofilia	<i>Leptonycteris curasoae</i>	Polen en heces y/o pelaje	Venezuela	Matorral xerófilo de Paraguaná	Martino <i>et al.</i> , 2002
Cleomaceae							
<i>Melidiscus giganteus</i>	Juj, Mis, Sal	Quiropterofilia	<i>Anoura caudifer</i>	Obs. de visitantes florales, polen en pelaje	Argentina	Yungas andinas del sur	Boero, 2021
			<i>Glossophaga soricina</i>	Polen en heces	Argentina	Yungas andinas del sur	Boero, 2021
Combretaceae							
<i>Combretum fruticosum</i>	Bs As, Cha, Cor, Eri, For, Mis*	Ornitofilia	<i>Glossophaga soricina</i>	Observación de visitas florales	Brasil	Sierra del Mar	Iamara-Nogueira <i>et al.</i> , 2022

Especies de plantas	Provincias de Argentina	Síndrome floral	Especies de murciélagos visitantes	Tipo de evidencia	País	Ecorregión del neotrópico	Referencia
Fabaceae							
<i>Anadenanthera colubrina</i>	Cat, Cha, Cba, Cor, Eri, For, Juj, Mis* , Sal, Sgo, Tuc	Generalista	<i>Sturnira lilium</i>	Polen en heces	Argentina	Yungas andinas del sur	Sotar, 2021
<i>Bauhinia forficata</i>	Cha, Cba, Cor, Eri, For, Juj, Mis* , Sal, Sfe, Tuc	Esfingofilia	<i>Carollia perspicillata</i>	Obs. de visitas florales	Brasil	Alto Paraná	Santos, 1994
<i>Hymenaea courbaril</i>	Cor	Quiropterofilia	<i>Artibeus phaeotis</i>	Polen en pelaje	Costa Rica	Bosques secos centroamericanos	Heithaus <i>et al.</i> , 1975
			<i>Brachyphylla cavernarum</i>	Obs. directas	Estados Unidos	Matorrales del Caribe	Nellis & Ehle, 1977
			<i>Carollia perspicillata</i>	Polen en pelaje	Costa Rica	Bosques secos centroamericanos	Heithaus <i>et al.</i> , 1975
			<i>Phyllostomus discolor</i>				
			<i>Glossophaga soricina</i>	Obs. directas	Brasil	Bosques húmedos de Tocantins/ Pindare	de Carvalho, 1961
			<i>Phyllostomus hastatus</i>	Polen en heces	Trinidad y Tobago	Bosques húmedos de Trinidad y Tobago	McCracken & Bradbury, 1981
<i>Sturnira parvidens</i>	Polen en pelaje	Costa Rica	Bosques secos centroamericanos	Heithaus <i>et al.</i> , 1975			
<i>Inga affinis</i>	Cor, Mis	Quiropterofilia Esfingofilia	<i>Anoura caudifer</i> <i>Glossophaga soricina</i> Glossophaginae	Obs. de visitas florales	Brasil	Alto Paraná	Scultori, 2010
<i>Inga edulis</i>	Juj, Sal	Quiropterofilia Esfingofilia	<i>Artibeus lituratus</i>	Obs. de visitas florales	Brasil	No informado	Bredt <i>et al.</i> , 2012
			Glossophaginae		Brasil	Alto Paraná	Scultori, 2010
<i>Inga marginata</i>	Juj, Sal, Cor, Mis*	Entomofilia	Glossophaginae	Obs. de visitas florales	Brasil	Alto Paraná	Scultori, 2010
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	Cat, Juj, LR, Sal, Tuc	Melitofilia	<i>Sturnira lilium</i>	Polen en heces	Argentina	Yungas andinas del sur	Sotar, 2021
			<i>Sturnira erythromos</i>				
<i>Zapoteca formosa</i>	Cat, Juj, Sal, Sgo, Tuc	Quiropterofilia Esfingofilia	<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	Polen en heces	México	Bosque seco de Jalisco	Stoner <i>et al.</i> , 2003

Especies de plantas	Provincias de Argentina	Síndrome floral	Especies de murciélagos visitantes	Tipo de evidencia	País	Ecorregión del neotrópico	Referencia
Malvaceae							
<i>Callianthe nivea</i>	Juj, Sal, Tuc	Quiropterofilia	<i>Sturnira lilium</i>	Polen en el pelaje	Argentina	Yungas andinas del sur	Giannini, 1999
			<i>Anoura caudifer</i>	Polen en el pelaje			Boero, 2021
			<i>Glossophaga soricina</i>	Polen en heces			Boero, 2021
<i>Ceiba speciosa</i>	Cha, Cor, For, Mis, Sfe	Esfingofilia	<i>Glossophaga soricina</i>	Obs. de visitas florales	Brasil	Sierra del Mar	Silva 1991
			<i>Phyllostomus discolor</i>	Obs. de visitas florales	Brasil	No informado	Dobat & Peikert-Holle, 1985
<i>Helicteres lhotzkyana</i>	Sal	Quiropterofilia	<i>Glossophaga soricina</i>	Polen en heces	Argentina	Yungas andinas del sur	Boero, 2021
<i>Luehea paniculata</i>	Mis	Melitofilia	<i>Anoura caudifer</i>	Polen en heces	Brasil	Cerrado	Pedro & Taddei, 1997
			<i>Anoura geoffroyi</i>				
			<i>Glossophaga soricina</i>				
<i>Pseudobombax argentinum</i>	Juj, Sal	Quiropterofilia Esfingofilia	<i>Anoura caudifer</i>	Polen en pelaje y heces	Argentina	Yungas andinas del sur	Boero, 2021
			<i>Glossophaga soricina</i>	Polen en heces			Boero, 2021
			<i>Sturnira lilium</i>				Sotar, 2021
Musaceae							
<i>Musa x paradisiaca</i> [‡]	Cor, For, Mis	Quiropterofilia	<i>Anoura caudifer</i>	Obs. de visitas florales	Brasil	Alto Paraná	Pedrozo <i>et al.</i> , 2018
			<i>Glossophaga soricina</i>				
			<i>Phyllostomus discolor</i>	Obs. de visitas florales		Sierra del Mar	Souza <i>et al.</i> , 2014
			<i>Lonchophylla peracchii</i>				
Myrtaceae							
<i>Eugenia jambos</i> [‡]	Mis	Quiropterofilia	<i>Anoura caudifer</i>	Obs. de visitas florales	Venezuela	Bosques de montaña de la Cordillera La Costa	von Helversen & Reyer, 1984
Proteaceae							
<i>Roupala montana</i>	Mis, Sal	Generalista	<i>Anoura caudifer</i>	Polen en pelaje, estómago y heces	Brasil	Sierra del Mar	Barros <i>et al.</i> , 2013

Especies de plantas	Provincias de Argentina	Síndrome floral	Especies de murciélagos visitantes	Tipo de evidencia	País	Ecorregión del neotrópico	Referencia
Salicaceae							
<i>Salix humboldtiana</i>	Bs As, Cat, Cha, Chu, Cba, Cor, ER, For, Juj, LP, Mis, Neu, RN, Sal, Sgo, Sfe, SJ, Tuc	Generalista	<i>Anoura caudifer</i> y <i>Sturnira lilium</i>	Polen en heces	Argentina	Yungas andinas del sur	Sotar, 2021
<i>Allophylus edulis</i>	Bs As, Cat, Cha, Cor, ER, For, Juj, Mis*, Sal, Sgo, SF, Tuc	Entomofila	<i>Sturnira lilium</i>	Polen en heces	Argentina	Yungas andinas del sur	Sotar, 2021
Saxifragaceae							
<i>Escallonia schereiteri</i>	Juy, Sal, Tuc	No definido	<i>Sturnira oporaphillum</i>	Polen en heces	Argentina	Yungas andinas del sur	Sotar, 2021
Solanaceae							
<i>Nicotiana otophora</i>	Juj, Sal	Quiropterofilia	<i>Anoura caudifer</i>	Polen en pelaje y contenido estomacal	Argentina	Yungas andinas del sur	Nattero <i>et al.</i> , 2003
			<i>Glossophaga soricina</i>	Polen en heces	Argentina	Yungas andinas del sur	Boero, 2021

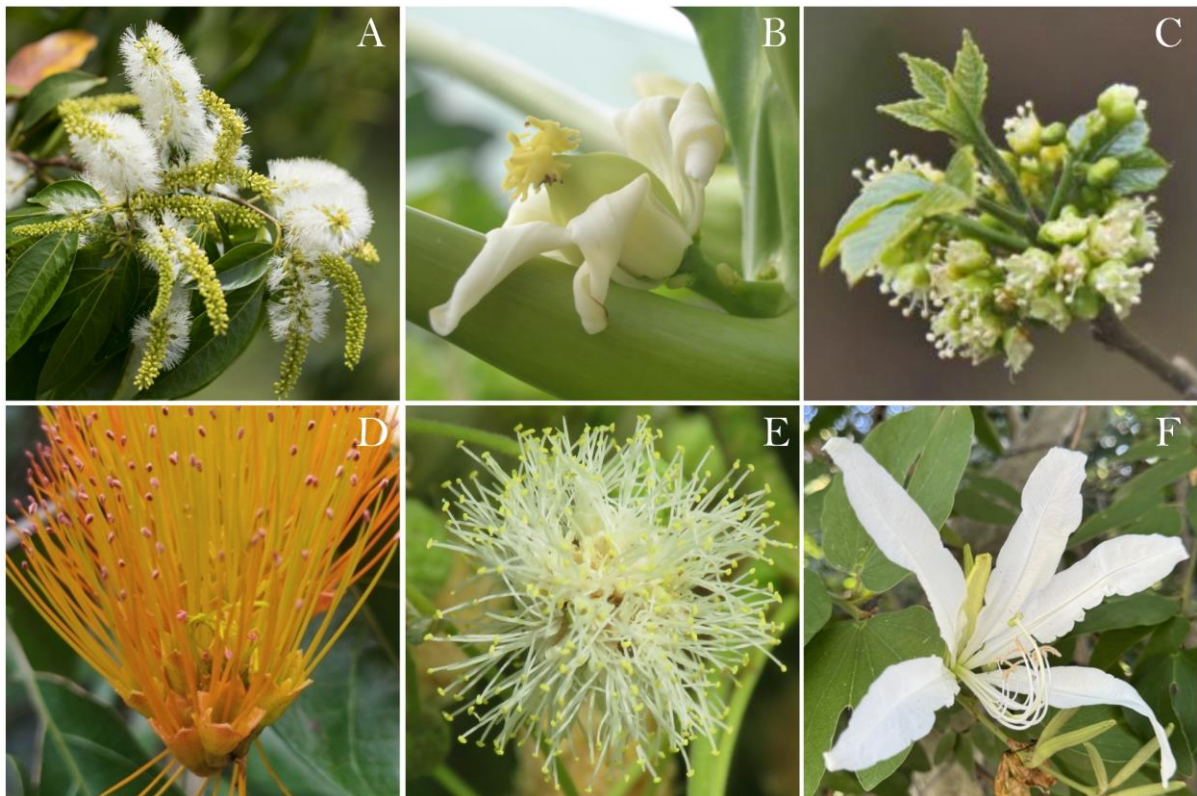


Figura 10. Especies vegetales con registro de polinización por murciélagos presentes en la Reserva Natural Osununú. A: *Inga marginata*, B: *Carica papaya*, C: *Allophylus edulis*, D: *Combretum fruticosum*, E: *Anadenanthera colubrina*, F: *Bauhinia forficata*.

Tabla 2. Listado de especies vegetales presentes en Misiones con sospecha de ser polinizadas por murciélagos por poseer rasgos compatibles con la quiropterofilia y evidencia de quiropterofilia en especies congéneres. *Registradas en Osununú.

Especies potenciales	Evidencia quiropterófilas en otras especies congéneres		
	Especies	Tipo	Referencia
Fabaceae			
<i>Hymenaea martiana</i>	<i>H. cangaceira</i>	Obs. visitas florales	Domingos-Melo <i>et al.</i> , 2020
	<i>H. courbaril</i>	ver tabla 1	
	<i>H. stigonocarpa</i>	Obs. visitas florales	Gibbs <i>et al.</i> 1999
Gentianaceae			
<i>Chelonanthus viridiflorus</i> *	<i>C. alata</i>	Obs. visitas florales	Machado <i>et al.</i> , 1998
Lythraceae			
<i>Lafoensia nummularifolia</i>	<i>L. glyptocarpa</i>	Obs. visitas florales	Sazima & Sazima, 1977; Sazima <i>et al.</i> , 1994, 1999; Silva & Peracchi, 1999
	<i>L. pacari</i>	Obs. visitas florales	Sazima & Sazima, 1975
	<i>L. aff. vandelliana</i>	Obs. visitas florales	Sazima <i>et al.</i> , 1999
Malvaceae			
<i>Callianthe amoena</i>	<i>C. bedfordiana</i>	Obs. visitas florales	Wolowski <i>et al.</i> , 2016
	<i>C. peltatum</i>	Polen en heces	Faria, 1996

	<i>C. nivea</i>	Ver tabla 1	
	<i>C. regnellii</i>	Obs. visitas florales	Buzato <i>et al.</i> , 1994
	<i>C. rufinerve</i>	Obs. visitas florales	
<i>Luehea candicans</i>	<i>L. paniculata</i>	Ver tabla 1	
	<i>L. speciosa</i>	Polen en heces	Faria, 1996; Sazima <i>et al.</i> , 1982
Rubiaceae			
<i>Simira sampaiwana</i>	<i>S. macrocrater</i>	Sospecha	Delprete & Nee, 1997

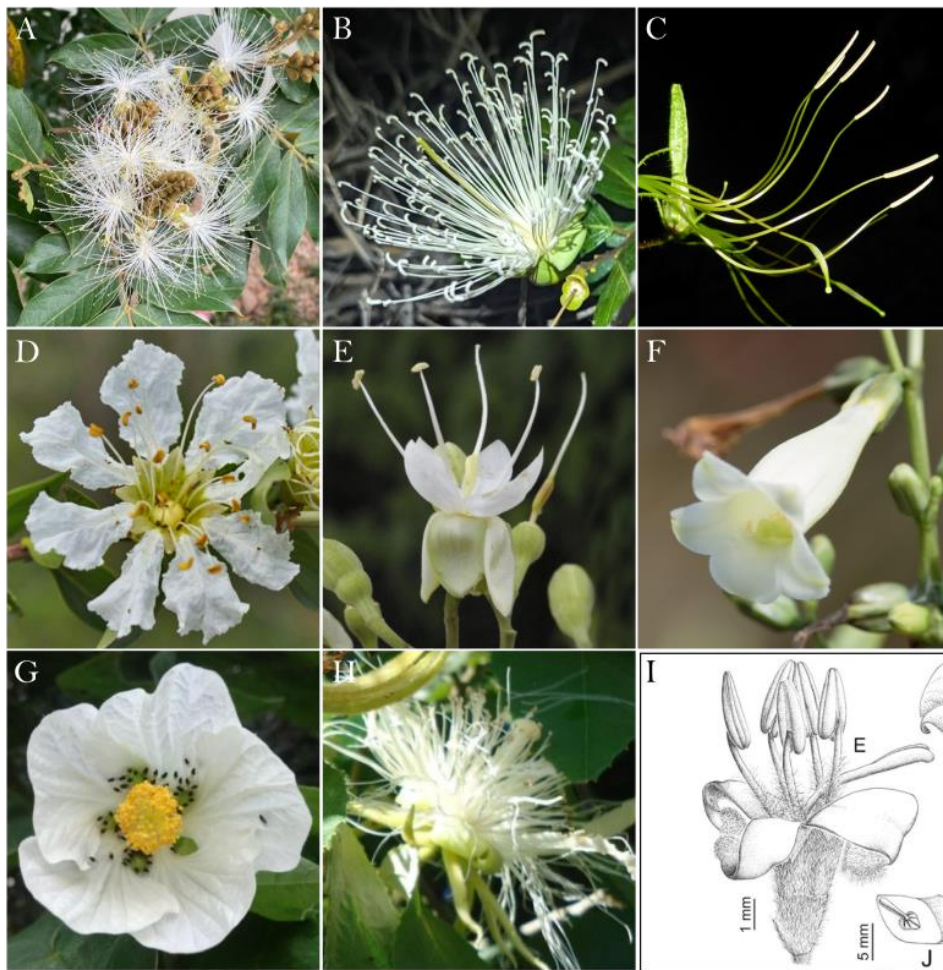


Figura 11. Especies vegetales de Misiones potencialmente polinizadas por murciélagos por poseer rasgos compatibles con la quiropterofilia. A: *Inga affinis*, B: *Cynophalla flexuosa*, C: *Melidiscus giganteus*, D: *Lafoensia nummularifolia*, E: *Hymenaea martiana*, F: *Chelonantus viridiflora*, G: *Callianthe amonaea*, H: *Luehea candicans*, I: *Simira sampaiwana* (ilustración de referencia)..

4.3 Registro de interacciones a partir del análisis palinológico en la Reserva Natural Osununú

Riqueza polínica de la dieta

Del análisis de la dieta de la colonia mixta conformada por *G. soricina* y *C. perspicillata* resultó que, de los 80 preparados analizados, 62 contenían al menos un tipo polínico (*i.e.* al menos cuatro granos iguales) en cantidad significativa. La riqueza de tipos polínicos por muestra fue nula en el 22,50%, de un solo tipo en el 71,25% y de dos el 6,25% de las muestras (Fig. 12).

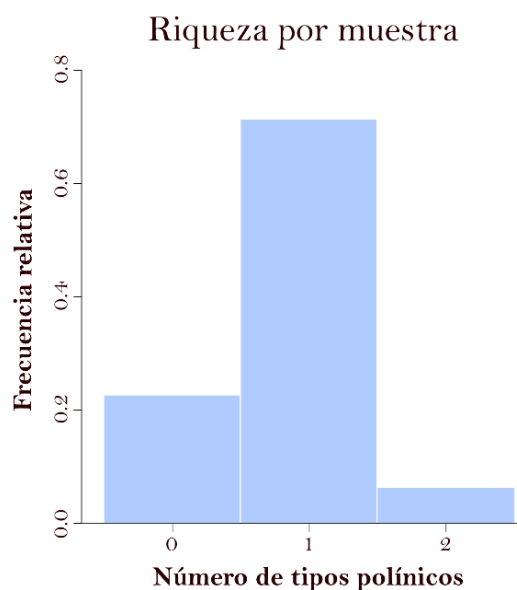


Figura 12. Histograma de frecuencia relativa de riqueza de tipos polínicos hallados en muestras de heces *G. soricina* y *C. perspicillata* en la Reserva Natural Osununú, Misiones.

En cuanto a la distribución mensual, se observa que la riqueza fue mayor en julio y de noviembre a febrero que en agosto y septiembre, mientras que fue mínima en octubre (Fig. 13a). Cuando se analiza la diversidad contemplando la abundancia resultan los mayores valores en noviembre y febrero mientras que ésta es relativamente baja en los meses restantes (Fig. 13b).

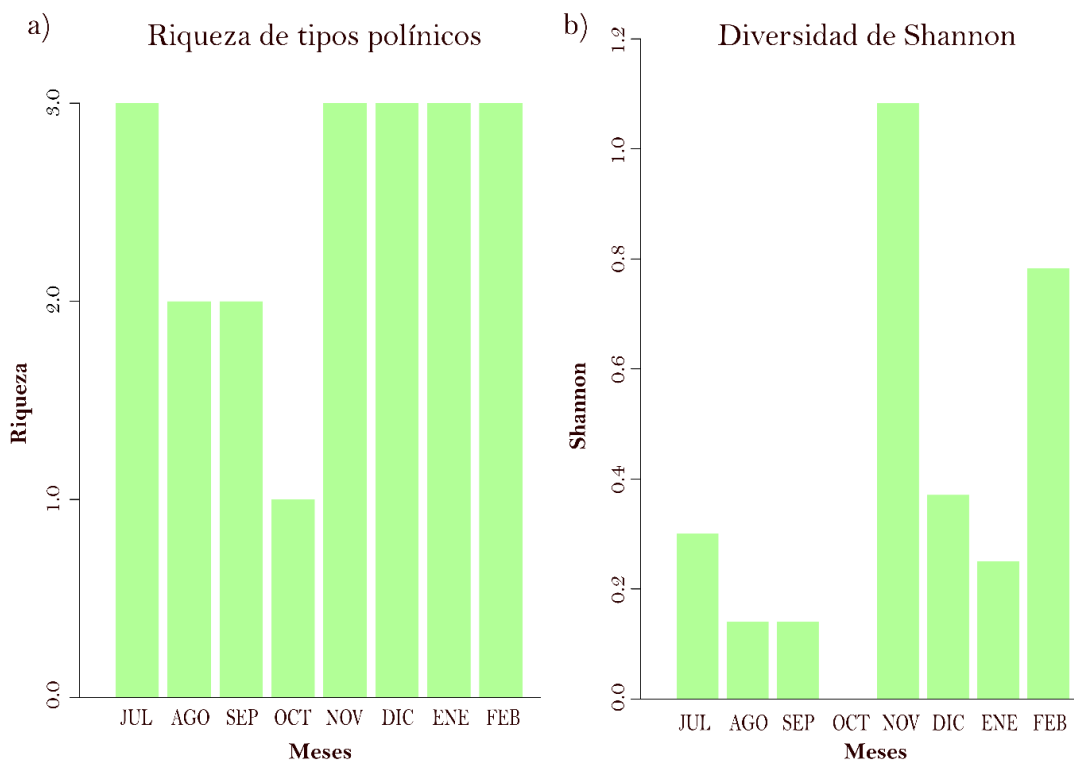


Figura 13. Riqueza (a) y diversidad (b) de especies vegetales halladas en muestras de heces de *G. soricina* y *C. perspicillata* en la Reserva Natural Osununú, Misiones.

Composición polínica de la dieta

Se detectaron nueve tipos polínicos en heces de *G. soricina* y *C. perspicillata*, de los cuales cuatro pertenecen a especies posiblemente consumidas por sus frutos, *Cecropia pachystachya* (Urticaceae), *Ficus* sp. (Moraceae), *Piper* sp. (Piperaceae) y una especie de Myrtaceae (polen tipo *Campomanesia guaviroba*). Dos especies provendrían del consumo de néctar por murciélagos, *Mucuna urens* y *Parapiptadenia rigida* (Fabaceae). Por último, tres especies, *Pouteria gardneriana* (Sapotaceae), una especie perteneciente a la familia Anacardiaceae, y otra a la familia Myrtaceae (polen tipo *Calyptanthus concinna*) no pudieron ser clasificadas como proveedoras ni de néctar ni de frutos (Fig. 14 y 15). Sin embargo, la única muestra con polen de de Myrtaceae (tipo *Campomanesia guaviroba*) aparece asociada con semillas atribuibles a esta familia. A lo largo del periodo de muestreo predominó ampliamente el polen proveniente de plantas proveedoras de frutos tanto en cantidades absolutas como en proporción mensual de muestras (Fig. 16). *Piper* sp. es el tipo polínico más importante en todos los meses tanto en proporción mensual de muestras como en número de granos (Fig. 16). El polen proveniente con certeza de plantas proveedoras de néctar solamente apareció en noviembre y diciembre, representando un 10% de las muestras de cada mes (Fig. 16a). En cantidades absolutas de granos, el polen proveniente de plantas proveedoras de néctar fue más importante en noviembre (Fig. 16b). *Mucuna urens* fue, entre éstas, el tipo polínico más representado en número de granos de polen (Fig. 16b).

Una de las dos especies posiblemente proveedoras de néctar arriba mencionadas, *M. urens*, figura en la lista de interacciones de polinización de plantas por murciélagos en el sur de la Mata Atlántica (ver Tabla A2, anexo). *Parapiptadenia rigida* no era conocida como proveedora de néctar en la misma región.

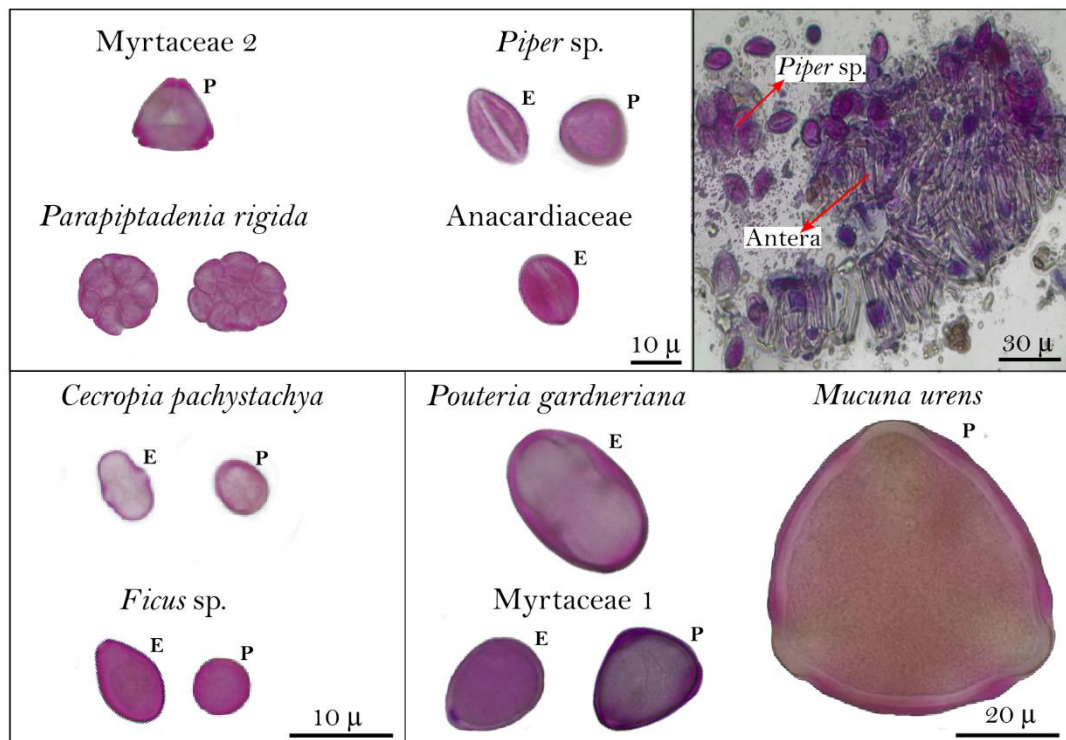


Figura 14. Microfotografías de los tipos polínicos encontrados en las heces de *G. soricina* y *C. perspicillata*. En panel superior a la derecha, restos vegetales de una antera con polen perteneciente a *Piper* sp. P: vista polar, E: vista ecuatorial.



Figura 15. Especies vegetales atribuidas a los tipos polínicos encontrados en las heces de *G. soricina* y *C. perspicillata*. A) *Piper* sp., B) *Cecropia pachystachya*, C) *Ficus* sp., D) *Campomanesia guaviroba* (Myrtaceae 2), E) *Pouteria gardneriana*, F) *Calyptanthus concinna* (Myrtaceae 1), G) *Schinus* sp. (Anacardiaceae), H) *Mucuna urens*, I) *Parapiptadenia rigida*. A-D: proveedoras de frutos, H-I: proveedoras de néctar, E-G: sin categoría alimenticia. D, F y G son especies representativas de las familias atribuidas ya que en esos casos no se llegó a identificar más allá del nivel familia. C: Representativa del género *Ficus*, caracterizado por desarrollar pequeñas flores en el interior de la inflorescencia que deviene en sicono. En los recuadros amarillos se muestran los frutos presumiblemente ingeridos por los murciélagos.

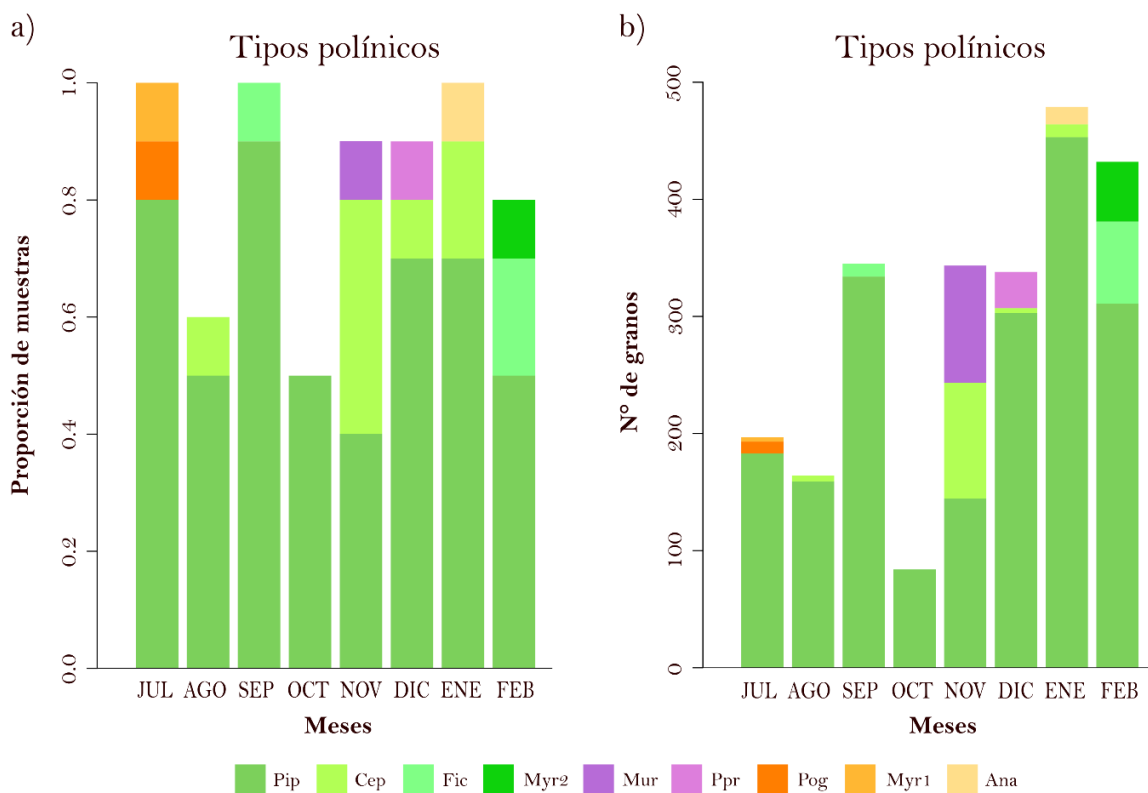


Figura 16. Representación mensual de los tipos polínicos encontrados en las heces pertenecientes a la colonia mixta de *G. soricina* y *C. perspicillata* en la Reserva Natural Osununú. a) Representatividad en términos de proporcionalidad de muestras. Referencias de tipos polínicos: proveedores de frutos (tonos verdes), proveedores de néctar (tonos de violeta) y no identificados (tonos de naranja). b) Representatividad en cantidades absolutas de granos de polen. Abreviaturas: Ana: Anacardeaceae; Cep: *Cecropia pachystachya*; Fic: *Ficus* sp.; Mur: *Mucuna urens*; Myr1: Myrtaceae 1 (tipo *Calyptanthes concinna*); Myr2: Myrtaceae 2 (tipo *Campomanesia guaviroba*); Pip: *Piper* sp.; Pog: *Pouteria gardneriana*; Ppr: *Parapiptadenia rigida*.

Representatividad del muestreo

La curva de acumulación de tipos polínicos muestra que no se alcanzó a abarcar la riqueza máxima esperada de la dieta. Es decir, que la asíntota no ha sido alcanzada (Fig. 17). Al estimar la riqueza de especies esperada extrapolando mediante el estimador “Bootstrap” se obtuvo un valor de 11 ± 1 (número de especies \pm desvío estándar), es decir, quedarían aún alrededor de dos especies por descubrir en la dieta. Según la función asintótica asociada se alcanzaría este número con 139 muestras, es decir, 59 más que las analizadas.

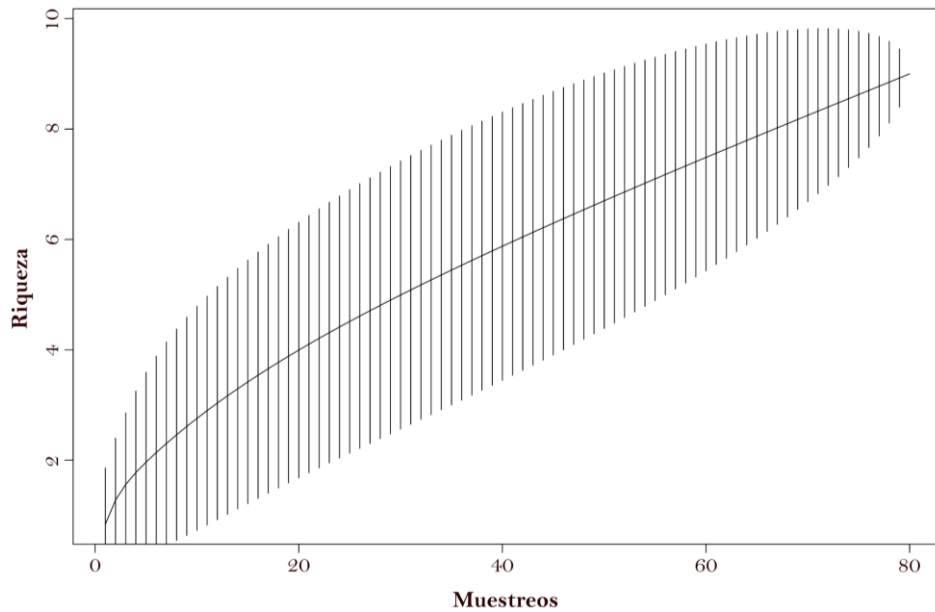


Figura 17. Grado de completación del registro de riqueza en la dieta de *G. soricina* y *C. perspicillata* en el muestreo realizado en la Reserva Natural Osununú, Misiones.

5. DISCUSIÓN

En nuestra investigación se propuso abordar dos objetivos fundamentales: generar un listado de especies vegetales potencial y efectivamente polinizadas por murciélagos en la región Neotropical y sur de la Mata Atlántica, con especial atención a la Provincia de Misiones y la Reserva Natural Osununú; y describir la composición polínica de la dieta de los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Carollia perspicillata* en dicha reserva. Esto último con el propósito de identificar plantas potencialmente polinizadas por murciélagos en dicho sitio. A partir del listado, se respalda como potencial la presencia de la polinización de plantas por murciélagos nectarívoros como función ecológica en la Provincia de Misiones. A partir del análisis palinológico de la dieta se presenta fuerte evidencia de que al menos una especie murciélago del refugio actúa como polinizadora de al menos dos especies vegetales presentes en Osununú: *Mucuna urens* y *Parapiptadenia rigida*.

En el marco de este estudio, se realizaron los primeros aportes sobre polinización por murciélagos en el margen austral de distribución de quirópteros nectarívoros representado por el noreste de Argentina (NEA), específicamente de la Provincia de Misiones. Para Argentina, hasta el momento, se contaba con registros directos de polinización por estos animales para las especies *G. soricina* y *A. caudifer* en el noroeste (NOA), particularmente en la región de las Yungas (Boero, 2021; Boero *et al.*, en revisión). Para las Yungas de Argentina existen también registros indirectos de polinización por murciélagos referidos a la dieta de estas dos especies y de las tres especies de *Sturnira* que allí se encuentran (Boero, 2021; Sotar, 2021). Así, este

estudio ha permitido ampliar el conocimiento sobre la quiropterofilia en Argentina aportando por primera vez registros originales de polinización para la ecorregión de la Selva Paranaense. En el presente estudio, por un lado, se recopiló una nómina de interacciones de polinización potenciales y efectivas entre especies de murciélagos nectarívoros y plantas para el sur de la Mata Atlántica, para Argentina, la Provincia de Misiones, y la Reserva Natural Osununú. Por otro lado, se obtuvieron registros de visitas de murciélagos a plantas por análisis palinológico de heces en dicha reserva.

El sur de la biorregión Mata Atlántica se caracteriza, según la presente recopilación, por una elevada riqueza de: plantas polinizadas por murciélagos (al menos 55 especies pertenecientes a 18 familias), murciélagos polinizadores (al menos 12), e interacciones de polinización (111). Sin embargo, es de esperar que esta riqueza registrada de especies e interacciones aumente considerablemente en el futuro ya que la acumulación de nuestro conocimiento no muestra signos de haberse saturado. El estudio de este tipo de interacciones en el sur de la Mata Atlántica comenzó hace más de 50 años (Vogel, 1968; Sazima & Sazima, 1976) y recibió un marcado impulso hace aproximadamente 30 años produciendo decenas de publicaciones, pero no se avizora que estemos próximos de tener un conocimiento cerca de completo. La mayor parte de los estudios y la más alta riqueza de interacciones de polinización planta-murciélago y de especies que participan de ellas se realizaron en el Bosque Costero Sierra del Mar. Esto puede explicarse probablemente por una oportunidad biogeográfica, ya que este bosque es uno de los ocho puntos más calientes de riqueza en el planeta (Myers *et al.*, 2000). A su vez, puede deberse a un potencial sesgo, ya que ésta ecorregión contiene una concentración de investigaciones de las más destacadas casas de altos estudios en Sudamérica (Scimago), donde trabajaron y trabajan destacados especialistas en este sistema, como por ejemplo, Marlies e Ivan Sazima, quienes registraron el 20% (57/277) de las interacciones del Neotrópico recopiladas por Florez-Montero *et al.* (2022). Por lo tanto, el estudio de las zonas menos exploradas de la Mata Atlántica se presenta como promisorio para contribuir a llenar el vacío de conocimiento arriba señalado.

Si se toma al sur de la Mata Atlántica como una sola comunidad, la red de interacción de polinización planta-murciélago resultante es más anidada de lo que se espera por su conectancia y número de especies (Song *et al.*, 2017). Ello indica que esta comunidad se presenta como estable frente a la reducción de las poblaciones de algunos miembros. Es decir, que la extinción local de algunas especies en una de las partes no acarrearía la extinción de especies en la otra parte, ya que las funciones de polinización caídas por la extinción serían suplantadas por las especies restantes.

Si bien la Provincia de Misiones abarca una parte relativamente bien conservada del sur de la Mata Atlántica (Bitteti *et al.*, 2003), los presentes resultados muestran que ella alberga solamente una pequeña parte de la diversidad de plantas (aprox. el 12%, 7/59), que potencialmente participan en interacciones de polinización con murciélagos. La diversidad de murciélagos polinizadores del sur de la Mata Atlántica está también pobremente representada en la Provincia de Misiones ya que de las al menos 12 especies que se han registrado visitando flores en esa región, sólo cinco (42%, 5/12) están presentes en esta provincia (Bárquez & Díaz, 2020). Sin embargo, este porcentaje podría ser algo mayor ya que no se incluyen aquí los registros no identificados hasta el rango de especie. El porcentaje de representación de plantas visitadas por murciélagos del sur de la Mata Atlántica se incrementa para Argentina sólo levemente, del 12% al 14% (8/59), si se consideran registros de otras provincias fuera de Misiones. La Reserva Natural Osununú alberga el 43% (3/7) de las plantas de la Provincia de Misiones que se han registrado como polinizadas por murciélagos en el sur de la Mata Atlántica. Estas especies son *Bauhinia forficata*, *Combretum fruticosum* e *Inga marginata*. Además de estas especies, *Allophylus edulis*, *Anadenanthera colubrina*, *Carica papaya*, también presentes en la Reserva Natural Osununú, es conocida como polinizada por murciélagos en otras partes del Neotrópico fuera de la Mata Atlántica (ver referencias en Tabla 1). Estos hallazgos señalan tanto el valor de conservación de la reserva y del AICOM Osununú/Teyú Cuaré como así también, sugieren la importancia de considerar estas plantas como candidatas ideales para futuros estudios de interacción planta-murciélago.

A partir de la búsqueda bibliográfica se concluye que 33 especies de la flora Argentina, 29 nativas y cuatro exóticas, cuentan con registros de polinización por murciélagos en el Neotrópico. La nómina incluye 19 especies que no tienen rasgos claramente atribuibles a la quiropterofilia o que difícilmente puedan ser polinizadas por murciélagos y 14 que sí concuerdan con este síndrome de polinización. Dieciocho de esta nómina de 33 especies se encuentran en la Provincia de Misiones y de éstas, cinco (incluyendo dos exóticas), pueden ser clasificadas como quiropterófilas por sus rasgos florales. Ninguna de las seis que se encuentran en la Reserva Natural Osununú presenta rasgos claramente compatibles con la quiropterofilia. Sin embargo, *Cynophalla flexuosa*, especie de Misiones con rasgos de quiropterofilia y que ha sido registrada como polinizada por murciélagos en Brasil y Venezuela (Martino *et al.*, 2002; Silva, 2007), se encuentra muy cerca de Osununú (H. Keller com. pers.), aunque no forma parte de la nómina de plantas de la reserva (Keller *et al.*, 2019). Estos datos indican que los murciélagos que se alimentan de flores en su mayor parte no restringen su función de polinización a plantas con flores adaptadas a ellos, sino que aprovechan recursos que la flora exótica y autóctona que pueda proveer independiente de su historia evolutiva compartida.

Además de estas especies con registros de polinización por murciélagos, contamos con una nómina de seis especies de la Provincia de Misiones portadoras de rasgos compatibles con la quiropterofilia pero que no cuentan con registros de polinización por murciélagos en ninguna parte del mundo. Cinco de estas especies (*Callianthe amoena*, *Chelonanthus viridiflorus*, *Hymenaea martiana*, *Lafoensia nummulariifolia* y *Luehea candicans*) son filogenéticamente próximas y fenotípicamente similares a congéneres para los que sí existe evidencia de polinización por murciélagos (ver referencias de Tabla 2). *Simira sampaioana* (Rubiaceae), registrada para la Provincia de Misiones (Bacigalupo & Cabral, 2003), presenta rasgos compatibles con la quiropterofilia (estilifloria, flores de color verdoso, estambres sobresalientes de la corola y nectarios de gran desarrollo) y es congénica con otra especie (*S. macrocrater*) igualmente sospechada de ser polinizada por murciélagos debido al aspecto y fragancia de las flores (Delprete & Nee, 1997). De estas especies solamente *Chelonanthus viridiflorus* se encuentra en la Reserva Natural Osununú (Keller *et al.*, 2019).

En el presente trabajo registramos las especies *G. soricina* y *C. perspicillata* como posibles polinizadoras en la Reserva Natural Osununú y, mediante el análisis palinológico de las heces, pudimos identificar especies proveedoras de néctar que componen su dieta. Este hallazgo representa un avance significativo en la comprensión de la polinización por murciélagos en esta región y un primer indicio sobre el estado de conservación de este tipo de interacción.

En total registramos nueve tipos polínicos de los cuales cuatro provienen muy posiblemente de la ingesta de frutos (en orden de importancia: *Piper* sp., *Cecropia pachystachya*, *Ficus* sp. y Myrtaceae tipo polínico *Campomanesia guaviroba*), dos probablemente se asocian con interacciones de polinización (en orden de importancia: *Mucuna urens* y *Parapiptadenia rigida*) y otros tres (*Pouteria gardeneriana*, una Anacardiaceae no identificada y Myrtaceae tipo polínico *Calyptanthes concinna*) que no pudieron ser categorizados en cuanto a recurso alimenticio. Tres de las especies presuntamente consumidas por sus frutos cuentan con unidades de dispersión compuestas, es decir, que son dispersadas como infrutescencias enteras (*Ficus* sp.) o como parte de ellas (*Cecropia pachystachya*, *Piper* sp.), aun conteniendo restos de flores. Estas tres especies carecen de néctar y son polinizadas por el viento, o lo producen en escasa cantidad y son polinizadas por pequeños insectos (Alvarez-Buylla & Garay, 1994; Kaufman *et al.*, 1998; Vogel, 1998; Eisikowitch & Ghara, 2015; Gottsberger, 2016). Para el caso de *Piper* sp., el polen se halló asociado con células del endotecio de las anteras lo que indica ingesta de flores. Por otro lado, las flores dentro de las inflorescencias de *Ficus* sp. son inaccesibles para un murciélago por lo que este tipo polínico también proviene con seguridad de la ingesta de flores o restos postflorales. Ambos casos

confirman que la presencia de polen en las heces se debería a florivoría asociada con frugivoría. Es muy poco probable que los casos de ingesta de polen contenido en infrutescencias puedan considerarse como interacciones de polinización. Reforzando esta suposición de la contaminación con polen de las interacciones de frugivoría, los frutos tanto de *Cecropia pachystachya* como de especies de *Ficus* y *Piper* son conocidos alimentos de murciélagos en el Neotrópico en general (Florez-Montero *et al.*, 2022) y en Misiones (Sánchez *et al.*, 2012) incluso para las especies aquí estudiadas (Pedro & Taddei, 1997; Sanchez & Giannini, 2018). Por otro lado, es conocida una estrecha asociación de frugivoría de *Piper* sp., el tipo polínico más abundante en el análisis de la dieta de la colonia estudiada, con murciélagos del género *Carollia* (Sanchez *et al.* 2012; Sanchez & Giannini, 2018). El hecho que en la Yungas de Argentina *Piper* sp. haya sido el tipo polínico más abundante en la dieta de murciélagos frugívoros y en menor medida de la de nectarívoros (Sotar, 2021) sugiere que también en otras partes de Argentina ésta planta es una importante proveedora de alimento a estos murciélagos.

En el caso del tipo polínico *Campomanesia guaviroba* (Myrtaceae), la muestra con polen también contenía semillas que presumiblemente pertenecían a una especie de Myrtaceae. Estos indicios sugieren que este polen ingresaría a la dieta como contaminante durante el consumo de frutos y que, por lo tanto, no es atribuible a una interacción de polinización. Reforzando esta sugerencia, si bien las interacciones entre murciélagos y Myrtaceae pueden ser tanto de frugivoría como de nectarivoría, la primera es mucho más frecuente en el Neotrópico (Bredt *et al.* 2012).

Los dos tipos polínicos, que aquí se asocian con interacciones de polinización, en un caso (*Parapiptadenia rigida*) no proviene de una especie con rasgos compatibles con la quiropterofilia por contar con flores pequeñas que aparentemente carecen de nectarios muy desarrollados (ver Sánchez, 1984). Sin embargo, polen atribuible a una especie de este género fue hallado en las heces de murciélagos nectarívoros recolectadas en las Yungas de Argentina (Sotar, 2021). Deberán esperarse investigaciones futuras para confirmar si *Parapiptadenia rigida* es efectivamente visitada por murciélagos o si su polen proviene de contaminación. Contrariamente, *Mucuna urens* cuenta con varias características compatibles con la quiropterofilia: flagelifloria, flores de consistencia robusta, de tamaño grande, coloración apagada de los pétalos y nectario prominente (Moura *et al.*, 2018). Más aún, el estandarte de esta especie podría funcionar como guía acústica por su similitud con el de la especie congénere *M. holtonii* (von Helversen & von Helversen, 1999). Además, la polinización por murciélagos (*A. caudifer* y *G. soricina*) ha sido registrada para esta especie con anterioridad en Costa Rica (Howell, 1977) y en la Mata Atlántica de Brasil (Sazima *et al.*, 1999, Agostini, 2008). Por lo tanto, el presente sería el primer registro de visitas por murciélagos en la Selva

Paranaense de Argentina a una planta, que con seguridad es quiropterófila. Además, aquí se presenta como novedad la presencia en Argentina de *M. urens*, que no estaba en la lista de especies de este país con registro de polinización por murciélagos en el Neotrópico, pero había sido coleccionada en cercanías del área de estudio aunque equivocadamente identificada como *M. sloanei* (Keller & Paredes 10485, CTES0039353, T. Moura com. pers.). Es interesante mencionar que *M. urens* conviviría con la congénere *M. sloanei* (Keller *et al.*, 10356, CTES0039325) en el área de estudio pero no interferiría en su polinización ya que la segunda es posiblemente polinizada por aves y ambas especies depositarían el polen sobre distintas partes del cuerpo de los polinizadores (Moura *et al.*, 2016).

Es posible elaborar algunas sugerencias respecto a las especies correspondientes a los tres tipos polínicos que no se pudieron clasificar respecto a la categoría alimenticia. Dado que las flores de *Pouteria gardneriana* nacen densamente de las porciones leñosas de las ramas (Alves-Araújo *et al.*, 2014), pueden considerarse caulifloras, un carácter ampliamente difundido en las plantas quiropterófilas (Dobat & Peikert-Holle, 1985; Tschapka & Dressler, 2002, Fleming, 2009). También el color verde y la forma abierta de las flores son compatibles con la quiropterofilia. Sin embargo, desconocemos si estos rasgos aparecen en combinación con otros como la abundante secreción de néctar, la antesis nocturna u olores desagradables, como para realmente esperar polinización por murciélagos. Alternativamente, la caulifloria podría estar más asociada con la dispersión de frutos por murciélagos que con la polinización. En efecto, varias especies de *Pouteria* sp. forman parte de la dieta frugívora de murciélagos (Bredt *et al.*, 2012; Florez-Montero *et al.*, 2022) aunque las semillas son demasiado grandes como para ser ingeridas por los murciélagos presentes en el área de estudio.

No podemos tener certeza de qué especies de la familia Myrtaceae se encontraron como tipo polínico no clasificado respecto a la categoría alimenticia. Se han registrado 18 especies candidatas de esta familia en la Reserva Natural Osununú según el inventario de la flora (Keller *et al.*, 2019). La posibilidad de que alguna de estas plantas sirva de fuente de néctar a los murciélagos locales es respaldada por el hecho de que la polinización por estos animales ha sido observada en esta familia (Dobat & Peikert-Holle, 1985; Florez-Montero *et al.*, 2022). Entre ellas está incluida *Psidium guajava*, una especie exótica en el sur de la Mata Atlántica y presente en la reserva, que es nativa de América Central y que cuenta con registros de polinización por murciélagos en el Neotrópico (Soto-Centeno & Kurta, 2006). Sin embargo, como este tipo polínico estuvo escasamente representado, la alternativa se mantiene que puede tratarse de contaminación con polen durante el consumo de los frutos carnosos.

El tipo polínico Anacardiaceae, que tampoco pudo ser asignado a ninguna categoría

alimenticia, aunque no identificado, no pertenece a ninguna de las tres especies de esta familia registradas en la reserva (Keller *et al.*, 2019). Dos especies de Anacardiaceae (*Myracrodruon urundeuva* y *Schinus* sp.) han sido registradas también en las heces de murciélagos nectarívoros y frugívoros en el NOA, donde parecen componer una parte importante de la dieta (Sotar, 2021). Aunque queda por confirmar a qué especie pertenece este tipo polínico, en primera instancia, ninguna de las especies de Anacardiaceae presentes en Argentina cuenta con rasgos compatibles con la quiropterofilia. Sin embargo, las densas y elevadas inflorescencias, flores abiertas y nectarios bien desarrollados de *Myracrodruon* sp. (de Lima *et al.*, 2022) sugieren que especies de este género podrían representar una fuente de néctar accesible a murciélagos.

El registro de tipos polínicos en la dieta de los murciélagos de la Reserva Natural Osununú seguramente se verá ampliada con futuros análisis, según lo indica la curva de acumulación de tipos polínicos en función de las muestras analizadas. Por razones logísticas pudimos hasta el momento analizar muestras de ocho meses por lo que esperamos que el número de tipos polínicos aumente cuando se estudien las muestras ya colectadas de los cuatro meses restantes. Según el modelo de acumulación, se esperaría una riqueza aproximada de dos especies más a las aquí registradas. Este número se alcanzaría con cerca de 60 muestras más. Por lo tanto, a pesar de que el presente muestreo representa la mayor parte de la riqueza esperada, estimamos que aún quedan por conocer especies polinizadas por murciélagos en el área de estudio. *Chelonanthus viridiflorus* y *Cynophalla flexuosa* son fuertes candidatas a integrar esta nómina, según las características marcadamente quiropterófilas de ambas y según evidencias, en otros sitios, de polinización por estos animales en la segunda.

La riqueza de tipos polínicos encontrada en la Reserva Natural Osununú atribuible a plantas proveedoras de néctar es llamativamente baja en comparación con antecedentes obtenidos en sitios de las Yungas con similar grado de marginalidad (ver Boero, 2021 y Sotar, 2021). Aunque reconocemos un sesgo en el muestreo por haber analizado en conjunto heces de una especie nectarívora y una frugívora (ver más abajo), persiste la duda si esta baja riqueza en el área de muestreo se debe verdaderamente a una flora quiropterófila menos rica respecto a las Yungas. La riqueza de especies vegetales quiropterófilas es regionalmente mayor en el sur de la Mata Atlántica que en las Yungas (Boero, 2021 y referencias de la tabla 1). Sin embargo, a nivel local la densidad de estas especies parece ser más alta en las Yungas (seis en un sitio de muestreo según Boero, 2021) que en el área de estudio (según se dijo arriba, tres especies con rasgos quiropterófilos).

Es necesario introducir una nota de precaución respecto a la representatividad de *G.*

soricina en las heces muestreadas en el refugio. La mayor abundancia de esta especie nectarívora, en una relación de cinco a tres, según observaciones diurnas del refugio, respecto a la frugívora *C. perspicillata*, podría sugerir que sus heces estuvieran también mejor representadas en la muestra. Sin embargo, *C. perspicillata*, a diferencia de *G. soricina*, utiliza el refugio también de noche (obs. pers.) aportando heces durante mayor cantidad de tiempo y durante el período de alimentación. Por otro lado, la predominancia de tipos polínicos atribuibles a la ingesta de frutos (ver más arriba), podría indicar una mayor representatividad del murciélago frugívoro en la muestra ya que estas plantas son más conocidos componentes de la dieta de *C. perspicillata* que de *G. soricina* (Florez-Montero *et al.*, 2022 y bibliografía allí citada). Por ejemplo, en un estudio realizado en las Yungas, las semillas de *Piper* sp. estuvieron representadas en aproximadamente un siete por ciento de las heces de *G. soricina* (Boero, 2021).

La pérdida de biodiversidad y la extinción de especies pueden ser precedidas por la extinción de las interacciones ecológicas en las que participan, las cuales son clave para el funcionamiento de los ecosistemas y su pérdida puede acelerar la extinción local de especies y el deterioro de las funciones ecológicas, por lo que es necesario considerar las interacciones bióticas para evaluar la salud de los ecosistemas (Valiente-Banuet, 2015). En consecuencia, este estudio no solo registra por primera vez la presencia de interacciones de polinización por murciélagos en el NEA y en la ecorregión de la Selva Paranaense de Argentina, sino que también aporta información ecológica relevante para la conservación de la biodiversidad en la región y la reserva. Subrayamos la importancia de continuar con investigaciones sobre este tipo de interacciones en estos ecosistemas. Metas para abordar en el futuro deberían responder si la riqueza de plantas que se valen de murciélagos para su polinización es mayor y en qué medida la baja intensidad de interacciones de polinización por murciélagos aquí registrada puede deberse a la circunstancia de marginalidad de este ecosistema o a factores antropogénicos. Contar con un mejor conocimiento sobre las interacciones, que aquí se han comenzado a estudiar, es necesario para la conservación de la biodiversidad y la planificación de estrategias de manejo de ecosistemas en la Selva Paranaense.

6. CONCLUSIÓN

Aquí se presentan los primeros aportes sobre polinización por murciélagos en el margen austral de distribución de quirópteros nectarívoros en el noreste de Argentina, una región que, a diferencia del noroeste, era desconocida al respecto. Así se respalda la hipótesis de partida de que este tipo de interacción es una función ecosistémica en la Provincia de Misiones y en la Reserva Natural Osununú. Por un lado, se proporciona una recopilación de

potenciales y efectivas interacciones de polinización entre especies de murciélagos nectarívoros y plantas para el sur de la Mata Atlántica, Argentina, Misiones y Osununú. Por otro lado, se obtuvieron registros de visitas de murciélagos a plantas por análisis palinológico de heces obtenidas en un refugio de la misma reserva.

El sur de la biorregión Mata Atlántica se caracteriza, según la presente recopilación, por una elevada riqueza de plantas polinizadas por estos animales (al menos 55 especies pertenecientes a 18 familias), murciélagos polinizadores (al menos 12), e interacciones de polinización (111). Nueve de éstas especies vegetales están presentes en Misiones (tres en la Reserva Natural Osununú) y cinco de los murciélagos están presentes en esta provincia y la reserva. La red regional de interacción de polinización por murciélagos se presenta, según sus parámetros de anidamiento y conectancia, como estable frente a la reducción de las poblaciones de algunos miembros.

Treinta y tres de estas especies vegetales de la flora aargentina, cuentan con registros de polinización por murciélagos en el Neotrópico, 18 de estas especies están en la Provincia de Misiones y seis en la Reserva Natural Osununú. Solamente cinco de las especies de Misiones, tres nativas y dos exóticas, presentan rasgos de quiropterofilia y una en cercanías a la reserva. Según esta recopilación, a las cinco especies quiropterófilas de Misiones se pueden agregar otras seis especies y a la reserva una que carecen de registros de polinización por murciélagos, pero muestran combinaciones de rasgos compatibles con la quiropterofilia. En total, nueve especies quiropterófilas, con y sin algún registro de interacción por murciélagos, son nativas de la Provincia de Misiones y dos de la reserva.

El análisis palinológico, que se estima relativamente exhaustivo, arrojó nueve tipos polínicos de los cuales solamente dos, *Parapiptadenia rigida* y *Mucuna urens*, provenientes de muestras de noviembre y diciembre, se asocian a interacciones de polinización. La segunda especie, que es una novedad para la flora de Argentina, presenta rasgos quiropterófilos y eleva a diez la anterior nómina de este tipo de plantas de Misiones.

Metas para abordar en el futuro deberían responder si la riqueza de plantas que se valen de murciélagos para su polinización es mayor y en qué medida la baja intensidad de interacciones de polinización por murciélagos aquí registrada puede deberse a la circunstancia de marginalidad de este ecosistema, a factores antropogénicos o ambos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTINI, K. 2008. Ecologia da reprodução de duas espécies de *Mucuna* (Leguminosae, Faboideae, Phaseoleae): embriologia, citogenética e variabilidade genética-do litoral norte de São Paulo. Tesis de doctorado. Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.
- AGOSTINI, K., SAZIMA, M. & GALETTO, L. 2011. Nectar production dynamics and sugar composition in two *Mucuna* species (Leguminosae, Faboideae) with different specialized pollinators. *Naturwissenschaften* 98: 933-942.
- ALVES-ARAÚJO, A., U. SWENSON & M. ALVES. 2014. 'A Taxonomic Survey of *Pouteria* (Sapotaceae) from the Northern Portion of the Atlantic Rainforest of Brazil'. *Systematic Botany* 39(3):915–38.
- ALVAREZ-BUYLLA, E. R. & A. A. GARAY. 1994. 'Population Genetic Structure of *Cecropia obtusifolia*, a Tropical Pioneer Tree Species'. *Evolution* 48(2):437–53.
- ALVAREZ, J., M. R. WILLIG, J. K. JONES & W. D. WEBSTER. 1991. *Glossophaga soricina*. *Mammalian species* (379): 1-7.
- ALVAREZ, T. & N. S. CASAS. 1997. Notas sobre la alimentación de *Musonycteris* y *Choeroniscus* (Mammalia: Phyllostomidae) en México. *Revista Mexicana de Mastozoología* (Nueva Época) 2(1): 113-115.
- ALTRINGHAM, J. D. & M. BFENTON. 2003. Sensory ecology and communication in the Chiroptera. En: KUNZ, T. H & B. FENTON (eds.), *Bat ecology*, pp. 90-127. The University of Chicago Press, Chicago.
- AMORIM, F. W., GALETTO, L. & M. SAZIM. 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant biology* 15(2): 317-327.
- ARAÚJO, A. C., FISCHER, E. & M. SAZIMA. 2004. As bromélias na região do Rio Verde. *Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna* 162-171.
- AVILA JR, R., PINHEIRO, M. & M. SAZIMA. 2015. The generalist *Inga subnuda* subsp. *luschnathiana* (Fabaceae): negative effect of floral visitors on reproductive success?. *Plant Biology* 17(3): 728-733.
- AVILA JR, R. S., ROCHA, D. I., NUNES, C. E., GALETTO, L., DORNELAS, M. C. & M. SAZIMA. 2022. Divergent strategies of nectar secretion in two bat-pollinated *Passiflora* species. *Flora* 293: 152114.

- BARQUEZ, R. M., M. A. MARES & J. K. BRAUN. 1999. *The Bats of Argentina*. Special Publications Texas Tech University and Oklahoma Museum Natural History, USA.
- BARQUEZ, R. M., S. PEREZ, B. MILLER & M. M. DÍAZ. 2015. *Glossophaga soricina*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015:e.T9277A22107768. Versión digital: <https://www.iucnredlist.org/species/9277/22107768>.
- BARQUEZ, R. M., M. M. DÍAZ, M. E. MONTANI & J. PEREZ. 2020. *Nueva Guía de Murciélagos de Argentina*. Publicación Especial N° 3 -PCMA (Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina), Tucumán, Argentina.
- BARQUEZ, R. M., L. F. AGUIRRE, J. M. NASSAR, S. F. BURNEO, C. A. MANCINA & M. M. DÍAZ (EDS.). 2022. *Áreas y sitios de importancia para la conservación de los murciélagos en Latinoamérica y el Caribe*. RELCOM, Yerba Buena, Tucumán, Argentina. 370 pp.
- BARROS, M. A. S., A. M. RUI & M. E. FABIAN. 2013. Seasonal variation in the diet of the bat *Anoura caudifer* (Phyllostomidae: Glossophaginae) at the southern limit of its geographic range. *Acta Chiropterologica* 15: 77-84.
- BESTMANN H. J, L. WINKLER & O. VON HELVERSEN. 1997. Headspace analysis of volatile flower scent constituents of bat pollinated plants. *Phytochemistry* 29: 1359–1387.
- BIOREGIONS. 2023. One Earth. Recuperado de <https://www.oneearth.org/bioregions/>
- BITETTI, M. S., G. PLACCI & L. A. DIETZ. 2003. *A biodiversity vision for the Upper Paraná Atlantic Forest ecoregion: designing a biodiversity conservation landscape and setting priorities for conservation action*. WWF, Washington.
- BOERO, L., A. G. PALMERIO, M. M. DÍAZ & R. M. BARQUEZ. 2019. *Glossophaga soricina*. Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- BOERO, L. 2021. Ensamble de especies polinizadas por murciélagos en las Yungas de Argentina: distribución, adaptación a la quiropterofilia y coexistencia de especies. Tesis para optar al título de Doctora en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, UNC.
- BOERO, L., K. AGOSTINI & A. DOMINGOS MELO. 2022. Polinización por murciélagos y su importancia. En: GHILARDI-LOPES, N. P. & E. E. ZATTARA (eds.), *Ciencia ciudadana y polinizadores de América del Sur*, pp: 73-80. Cubo Multimídia, São Carlos, SP.
- BREDT A., W. UIEDA & W. A. PEDRO. 2012. *Plantas e morcegos: na recuperação de áreas degradadas e na paisagem urbana*. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília.

- BUXTON, M. N., A. C. GASKETT, J. M. LORD & D. E. PATTEMORE. 2022. A global review demonstrating the importance of nocturnal pollinators for crop plants. *Journal of Applied Ecology* 59(12): 2890-2901.
- BUZATO, S., M. SAZIMA & I. SAZIMAI. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. *Flora*, 189(4): 327-334.
- CALAHORRA-OLIART A., S. M. OSPINA-GARCÉS & L. LEÓN-PANIAGUA. 2021. Cryptic species in *Glossophaga soricina* (Chiroptera: Phyllostomidae): do morphological data support molecular evidence? *Journal of Mammalogy* 102(1): 54–68.
- DE CARVALHO, C. T. 1961. Sobre os hábitos alimentares de Phyllostomídeos (Mammalia, Chiroptera). *Revista de Biologia Tropical* 9(1): 53-60.
- COLLETT M. J., M. D’OCCHIO. 2020. First record of *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766) (Chiroptera, Phyllostomidae) in the province of Corrientes, Argentina. *Check List* 16 (5): 1115–1118.
- CRUDEN, R. W. 1972. Pollinators in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees. *Science* 176(4042): 1439-1440.
- DATZMANN T., O. VON HELVERSEN & F. MAYER. 2010. Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evolutionary Biology* 10: 165.
- DELPRETE, P. G. & M. NEE. 1997. *The enigmatic genus Wernhamia S. Moore is a synonym of Simira* (Rubiaceae, Rondeletieae). *Brittonia* 49: 303-308.
- DEVY, M. S. & P. DAVIDAR. 2003. Pollination systems of trees in Kakachi, a mid-elevation wet evergreen forest in Western Ghats, India. *American Journal of Botany* 90(4): 650-657.
- DÍAZ, M. M, S. SOLARI, R. GREGORIN, L. F. AGUIRRE & R. M. BARQUEZ. 2021. *Clave de identificación de los murciélagos neotropicales*. Publicación Especial N° 4 - PCMA (Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina), Tucumán, Argentina.
- DOBAT, K. & T. PEIKERT-HOLLE. 1985. Blüten und Fledermäuse–Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde. *Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt/Main, Germany*.
- DOMINGOS-MELO, A., P. MILET-PINHEIRO, D. M. DO AMARAL FERRAZ NAVARRO, A. V., LOPES & I. C. MACHADO. 2020. It’s raining fragrant nectar in the Caatinga. *Ecology* 101(3): 1.
- DOMINGOS-MELO, A., V. L. GARCIA DE BRITO, A. N. SERSIC, A. A. COCUCCHI, K. LUNAU & I. C. MACHADO. 2021. Shining bright in the dusk: How do bat-pollinated

- flowers reflect light? Shining bright in the dusk. *Ecology* 102(9): e03416.
- DONNELL, A. A., H. E. BALLARD & P. D. CANTINO. 2012. *Callianthe* (Malvaceae): A new genus of neotropical Malveae. *Systematic Botany* 37(3): 712-722.
- EISIKOWITCH, D. & M. GHARA. 2015. An Overview on Ficus Pollination. Pp. 143–48 in *V International Symposium on Fig 1173*.
- ENDRESS, P. K. 1992. Evolution and floral diversity: the phylogenetic surroundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum*. *International Journal of Plant Sciences* 153(3, Parte 2): S106-S122.
- ERDTMAN G. 1966. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperm: an introduction to palynology I*. Hafner Publishing Company, New York.
- FARIA, D. M. 1995. Os morcegos de Santa Genebra. En: Morellato, P. C. & H. F. Leitão Filho (eds.), *Ecologia e Preservação de Uma Floresta Tropical Urbana—Reserva de Santa Genebra*, pp. 100–106. Editora da UNICAMP, Campinas, SP, Brasil.
- FARIA, D. M. 1996. Uso de recursos alimentares por morcegos filostomídeos fitófagos na Reserva de Santa Genebra, Campinas, São Paulo. Tesis de Maestría. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil.
- FENSTER, C., W. ARMBRUSTER, P. WILLSON, M. DUDASH & J. THOMSON. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 375-403.
- FISCHER, E. A., JIMENEZ, F. A. & SAZIMA, M. 1992. Polinização por morcegos em duas espécies de Bombacaceae na Estação Ecológica de Juréia, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 15(1): 67-72.
- FLEMING T, C. GEISELMAN & W. J. JOHN KRESS. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annual of Botany* 104: 1017-1043.
- FLEMING T., N. MUCHHALA & J. F. ORNELAS. 2005. New World nectar-feeding vertebrates: community patterns and processes. En: R. A. MEDELLIN & V. SANCHEZ-CORDERO (eds.), *Contribuciones Mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa*, pp- 163-186. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- FLOREZ-MONTERO G. L., ET. AL. 2022. NeoBat Interactions: A data set of bat–plant interactions in the Neotropics. *Ecology* 103: e3640.
- FREEMAN, P. W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of the Linnean Society* 56(3): 439-463.

- GIANNINI, N P. 1999. Selection of Diet and Elevation by Sympatric Species of *Sturnira* in an Andean Rainforest. *Journal of Mammalogy* 80: 1186-1195.
- GIBBS, P.E., P.E. OLIVIERA & M.B. BIANCHI. 1999. Postzygotic control of selfing in *Hymenaea stigonocarpa* (Leguminosae-Caesalpinioideae), a bat-pollinated tree of the Brazilian cerrados. *International Journal of Plant Science* 160: 72-78.
- GÓMEZ, J. M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista chilena de historia natural* 75(1): 105-115.
- GOTELLI, N. J. & R. K. COLWELL. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters* 4(4): 379-391.
- GOTTSBERGER G. 2016. Generalist and specialist pollination in basal angiosperms (ANITA grade, basal monocots, magnoliids, Chloranthaceae and Ceratophyllaceae): what we know now. *Plant Diversity and Evolution* 131: 263–362.
- HEITHAUS E. R, T. H. FLEMING & P. A. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.
- VON HELVERSEN, O. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. Plants-animal interactions in tropical environments. En: BARTHLOTT, W., C. W. NAUMMAN, K. SCHMIDT-LOSKE & SCHUCHMANN (eds.), *Plant–animal interactions in tropical environments*; pp: 41-59. Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany.
- VON HELVERSEN O. 1995. Blumenfledermäuse und Fledermausblumen – Wechselbeziehungen zwischen Blüte und Bestäuber und energetische Grenzbedingungen. *Rundgespräche Kommission für Ökologie* 10: 217-229.
- VON HELVERSEN, D. & VON HELVERSEN, O. 1999. Acoustic guide in bat-pollinated flower. *Nature* 398(6730): 759-760.
- VON HELVERSEN, O. & H. U. REYER. 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia* 63: 178-184.
- VON HELVERSEN, O., L. WINKLER & H. J. BESTMANN. 2000. Sulphur-containing “perfumes” attract flower-visiting bats. *Journal of Comparative Physiology A* 186: 143-153.
- HERRERA M., L. G. & C. MARTÍNEZ DEL RÍO. 1998. Pollen digestion by New World bats: effects of processing time and feeding habits. *Ecology* 79(8): 2828-2838.
- HOWELL, D. J. 1977. Time Sharing and Body Partitioning in Bat–Plant Pollination Systems. *Nature* 270(5637):509-10.
- IAMARA-NOGUEIRA, J., ET AL. 2022. Atlantic pollination: a data set of flowers and

- interaction with nectar-feeding vertebrates from the Atlantic Forest. *Ecology*: 103(2), e03595.
- JORDANO, P., D. VÁZQUEZ & J. BASCOMPTE. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: MEDEL, R., M. A. AIZEN & R. ZAMORA (eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*, pp. 37-41. Universitaria, Santiago de Chile.
- KAEHLER, M., I. G. VARASSIN & R. GOLDENBERG. 2005. Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto-montana no Estado do Paraná, Brasil. *Brazilian Journal of Botany* 28: 219-228.
- KAUFMAN, S. R., P. E. SMOUSE & E. R. ALVAREZ-BUYLLA. 1998. Pollen-Mediated Gene Flow and Differential Male Reproductive Success in a Tropical Pioneer Tree, *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae): A Paternity Analysis. *Heredity* 81(2):164-73.
- KEARNS, C. A. & D. W. INOUE. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot, CO.
- KELLER H., K. KELLER & L. ROJAS L. 2019. Informe de consultoría estudio florístico de la Reserva Natural Osununú (San Ignacio Misiones) ambientes, riqueza, especies con alto valor de conservación y plantas invasoras. Manuscrito inédito 109 pgs.
- LEMKE, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* 65(2): 538-548.
- DE LIMA, E. A., E. D. TÖLKE, C. L. DA SILVA-LUZ, D. DEMARCO & S. M. CARMELLO-GUERREIRO. 2022. Fruit morphoanatomy of *Astronium* Jacq. and *Myracrodruon* Allemão (Anacardiaceae): taxonomic implications and development of the calycinal wings. *Brazilian Journal of Botany* 45(1): 431-447.
- LUZ, J. L., COSTA, L. M. & ESBÉRARD, C. E. L. 2015. Variação de recursos alimentares e abundância de morcegos em plantações de banana. *Oecologia Australis* 19(1): 244-260.
- MACHADO, I. C. S., I. SAZIMA & M. SAZIMA. 1998. Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 209: 231-237.
- MANCINA, C. A., L. GARCÍA RIVERA, F. HERNÁNDEZ FIGUEROA, B. C. MUÑOZ GARCÍA, B. SÁNCHEZ ORIA & R. T. CAPOTE FUENTES. 2006. Las plantas pioneras en la dieta de aves y murciélagos de la Reserva de la Biosfera " Sierra del Rosario". *Acta Botánica Cubana* 193:14-20.
- MARKGRAF, V. & H. L. D'ANTONI. 1978 *Pollen Flora of Argentina*. University of Arizona Press, Arizona.
- MARQUES, J. S., TAGLIATI, M. C. & FARIA, A. P. G. 2015. Diurnal versus nocturnal

- pollination success in *Billbergia horrida* Regel (Bromeliaceae) and the first record of chiropterophily for the genus. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87: 835-842.
- MARTINELLI, G. (1995). *Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic rainforest of southeastern Brazil* (Doctoral dissertation, University of St Andrews).
- MARTINO, A. M., J. O. ARANGUREN & A. ARENDS. 2002. Feeding habits of *Leptonycteris curasoae* in northern Venezuela. *The Southwestern Naturalist* 47(1): 78-85.
- MCCRACKEN, G. F. & J. W. BRADBURY. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 11-34.
- MELÉNDEZ, V., J. B. C. SANTOS & C. I. S. SALAS. 2020. Polinización y polinizadores amenazados en desaparecer. *Bioagrociencias*, 13(2): 109-119.
- MOURA, T. M., ET AL.. 2016. A molecular phylogeny and new infrageneric classification of *Mucuna* Adans. (Leguminosae-Papilionoideae) including insights from morphology and hypotheses about biogeography. *International Journal of Plant Sciences* 177(1): 76-89.
- MOURA, T. M., G. P. LEWIS, V. F. MANSANO & A. M. TOZZI. 2018. A revision of the neotropical *Mucuna* species (Leguminosae-Papilionoideae). *Phytotaxa* 337(1): 1-65.
- MUCHHALA, N. & M. TSCHAPKA. 2020. The Ecology and Evolution of Nectar Feeders. En: FLEMING T. H, DÁVALOS L. M & M.A.R MELLO (eds.), *Phyllostomid bats: A unique mammalian radiation*, pp. 273-294. University of Chicago Press, Chicago.
- MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. DA FONSECA & J. KENT. 2000. 'Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities'. *Nature* 403(6772):853-58.
- NATTERO, J., MORE, M., SERSIC, A. N. & COCUCCI, A. A. 2003. Possible tobacco progenitors share long-tongued hawkmoths as pollen vectors. *Plant Systematics and Evolution* 241: 47-54.
- NELLIS, D. W. & C. P. EHLE. 1977. Observations on the behavior of *Brachyphylla cavernarum* (Chiroptera) in Virgin Islands. *Mammalia* 41: 403-409.
- PALMERIO A. G, M. P. BERTOLINI, M. A. LUTZ & F. IDOETA. 2022. Argentina/A-AR-003: Osununú/Teyú Cuaré. Pp. 211. En: BARQUEZ, R. M., L. F. AGUIRRE, J. M. NASSAR, S. F. BURNEO, C. A. MANCINA & M. M. DÍAZ (eds.), *Áreas y sitios de importancia para la conservación de los murciélagos en Latinoamérica y el Caribe*, p. 211. RELCOM, Tucumán, Argentina.
- PEDRO, W. A. & V. A. TADDEI. 1997. Taxonomic assemblage of bats from Panga Reserve, southeastern Brazil: abundance patterns and trophic relations in the Phyllostomidae (Chiroptera). *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 6: 3-21.

- PEDROZO, A. R., L. A. GOMES & W. UIEDA. 2018. Feeding behavior and activity period of three Neotropical bat species (Chiroptera: Phyllostomidae) on *Musa paradisiaca* inflorescences (Zingiberales: Musaceae). *Iheringia. Série Zoologia* 108: e2018022.
- VAN DER PIJL, L. 1961. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15: 44-59.
- PIRE, S. M., L. M. ANZÓTEGUI & G. A. CUADRADO. 1998. *Flora polínica del nordeste argentino* (Vol. 1). EUDENE, UNNE, Corrientes.
- PIRE, S. M., L. M. ANZÓTEGUI & G. A. CUADRADO. 2001. *Flora polínica del nordeste argentino* (Vol). 2. EUDENE, UNNE, Corrientes.
- PIRE, S. M., L. M. ANZÓTEGUI & G. A. CUADRADO. 2006. *Flora polínica del nordeste argentino* (Vol). 3. EUDENE, UNNE, Corrientes.
- QGIS.org. 2023. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org>
- RATTO, F. ET AL. 2018. Global importance of vertebrate pollinators for plant reproductive success: a meta-analysis. *Frontiers in Ecology and the Environment* 16(2): 82-90.
- ROJAS D., A. VALE, V. FERRERO & L. NAVARRO. 2011. When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Molecular Ecology* 20:2217-2228.
- ROSAS-GUERRERO, V., R. AGUILAR, S. MARTEN-RODRIGUEZ, L. ASHWORTH, M., LOPEZARAIZA-MIKEL, J. M. BASTIDA & M. QUESADA. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology letters* 17(3): 388-400.
- SÁNCHEZ, L. 1984. *Parapiptadenia rigida*.
http://www.darwin.edu.ar/ImagenesIris/Parapiptadenia%20excelsa_CORD.jpg.
- SÁNCHEZ, M. S. & N. P. GIANNINI. 2018. Trophic structure of frugivorous bats in the Neotropics: emergent patterns in evolutionary history. *Mammal Review* 48(2): 90-107.
- SÁNCHEZ, M. S., N. P. GIANNINI & R. M. BARQUEZ. 2012. Bat frugivory in two subtropical rain forests of Northern Argentina: Testing hypotheses of fruit selection in the Neotropics. *Mammalian Biology* 77: 22-31.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I. 2004. *Biología da polinização de espécies da tribo Sinningieae (Gesneriaceae) no sudeste do Brasil*. Tesis de doctorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- SANTOS, E. M. G. 1994. Ecología da polinização, fluxo de pólen e taxa de cruzamento em *Bauhinia forficata* Link. (Caesalpiniaceae). Tesis de Maestría. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Piracicaba.
- SAZIMA, M., BUZATO, S. & SAZIMA, I. 1995. Bat pollination of *Vriesea* in southeastern

- Brazil. *Bromelia* 2(4): 29-37.
- SAZIMA, I. 1976. Observations on the feeding habits of phyllostomatid bats (*Carollia*, *Anoura* and *Vampyrops*) in Southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 57: 381-382.
- SAZIMA, I. & M. SAZIMA. 1977. Solitary and group foraging: two flower-visiting patterns of the lesser spear-nosed bat *Phyllostomus discolor*. *Biotropica* 9(3): 213-215.
- SAZIMA, I., W. A. FISCHER, M. SAZIMA & E. A. FISCHER. 1994. The fruit bat *Artibeus lituratus* as a forest and city dweller. *Ciencia e cultura (São Paulo)* 46(3): 164-168.
- SAZIMA, M. & I. SAZIMA. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St. Hil.(Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. *Ciência e Cultura* 27(4): 406-416.
- SAZIMA, M., M. E. FABIÁN & I. SAZIMA. 1982. Pollination of *Luehea speciosa* (Tiliaceae) by *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Revista Brasileira de Biologia* 42(3): 505-513.
- SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 2022. Two in one: the little bat that pollinates and disperses plants at an urban site in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 22: e20211290.
- SAZIMA, M., SAZIMA, I. & BUZATO, S. 1994. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. *Plant Systematics and Evolution* 191: 237-246.
- SAZIMA, M., S. BUZATO & I. SAZIMA. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany* 83: 705-712.
- SCOPUS. 2023. Scopus: Abstract and citation database. Obtenido de <https://www.scopus.com>.
- SCULTORI, H. C. S. 2010. *Comunidade de morcegos, interações com flores e estratificação vertical em Mata Atlântica do Sul do Brasil*. Tesis de maestría. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil.
- SILVA, L. A. M. D. 2007. *Comunidades de morcegos na Caatinga e Brejo de Altitude, no Agreste de Pernambuco*. Tesis de Doctorado. Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- SILVA, S. S. P. DA. 1991. *Utilização de recursos florais na alimentação de morcegos filostomideos no campus da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Itaguaí-RJ*. Tesis de Maestría, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- SILVA, S. S. & PERACCHI, A. L. 1995. Observação da visita de morcegos (Chiroptera) às flores de *Pseudobombax grandiflorum* (Cav.) A. Robyns. *Revista Brasileira de Zoologia* 12: 859-865.
- SILVA, S. S. P. & A. L. PERACCHI. 1999. Visits of bats to flowers of *Lafoensia glyptocarpa* Koehne (Lythraceae). *Revista Brasileira de Biologia* 59: 19-22.
- SIMON, R., M. KNÖRNSCHILD, M. TSCHAPKA, A. SCHNEIDER, N. PASSAUER, E. K. KALKO & O. VON HELVERSEN. 2014. Biosonar resolving power: echo-acoustic perception of surface structures in the submillimeter range. *Frontiers in physiology* 5: 64.

- SONG, C., R. P. ROHR & S. SAAVEDRA. 2017. Why Are Some Plant–Pollinator Networks More Nested than Others? *Journal of Animal Ecology* 86(6):1417–24.
- SOTAR, L. M. 2021. *Utilización de recursos polínicos por murciélagos de los géneros Anoura y Sturnira (Chiroptera: Phyllostomidae) en dos áreas protegidas de las Yungas, Argentina*. Tesis para optar al título de Licenciada en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy.
- SOTO-CENTENO, J. A. & A. KURTA. 2006. Diet of Two Nectarivorous Bats, *Erophylla sezekorni* and *Monophyllus redmani* (Phyllostomidae), on Puerto Rico. *Journal of Mammalogy* 87(1):19-26.
- SOUZA, R. DE F., R. L. M. NOVAES, A. SIQUEIRA, C. SAUWEN, G. JACOB, C. E. L. SANTOS, S. FELIX, E. RIBEIRO, C. SANT’ANNA, D. VRCIBRADIC, L. AVILLA, I. SBRAGIA & R. T. SANTORI. 2014. Bats (Mammalia, Chiroptera) in a remnant of Atlantic Forest, Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 10:9-14.
- STEBBINS, G. L. 1970. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- STONER, K. E., K. A. O. SALAZAR, R. C. R. FERNÁNDEZ & M. QUESADA. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodiversity & Conservation* 12: 357-373.
- TSCHAPKA, M. 1998. Koexistenz und Ressourcennutzung in einer Artengemeinschaft von Blumenfledermäusen (Phyllostomidae: Glossophaginae) im atlantischen Tieflandregenwald Costa Ricas.
- TSCHAPKA, M. & S. DRESSLER. 2002. Chiropterophily: On bat-flowers and flower bats. *Curtis's Botanical Magazine* 19: 114-125.
- VALIENTE-BANUET, A. ET. AL. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29: 299-307.
- VARASSIN, I. G., TRIGO, J. R. & SAZIMA, M. 2001. The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of Passiflora (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. *Botanical journal of the Linnean Society* 136(2): 139-152.
- VERÇOZA, F. C., MARTINELLI, G., BAUMGRATZ, J. F. A. & ESBÉRARD, C. E. L. 2012. Polinização e dispersão de sementes de *Dyssochroa viridiflora* (Sims) Miers (Solanaceae) por morcegos no Parque Nacional da Tijuca, um remanescente de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Natureza on line* 10(1): 7-11.
- VOGEL, S. 1968. Chiropterophilie in der neotropischen Flora: Neue Mitteilungen I. Flora

- oder Allgemeine botanische Zeitung. Abt. B, *Morphologie und Geobotanik* 157:562–602.
- VOGEL, S. 1998. Remarkable Nectaries: Structure, Ecology, Organophyletic Perspectives: II. Nectarioles. *Flora* 193(1):1–29.
- WENDT, T., CANELA, M. B. F., GELLI DE FARIA, A. P. & RIOS, R. I. 2001. Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *American journal of Botany* 88(10): 1760-1767.
- WILLMER, P. 2011. *Pollination and Floral Ecology*. Princeton University Press, New Jersey.
- WOLOWSKI, M., ASHMAN, T. L. & FREITAS, L. 2013. Community-wide assessment of pollen limitation in hummingbird-pollinated plants of a tropical montane rain forest. *Annals of botany* 112(5): 903-910.
- WOLOWSKI, M., *ET AL.*. 2016. Interações planta-polinizador em vegetação de altitude na Mata Atlântica. *Oecologia Australis* 20(2): 7-23.
- ZULOAGA, F. O., M. J. BELGRANO & C. A. ZANOTTI. 2019. Actualización Del Catálogo De Las Plantas Vasculares Del Cono Sur. *Darwiniana, Nueva Serie* 7(2): 208-278.

ANEXO

Tabla A1. Período de recolección de muestras de heces (en plástico o tul) asociado a cada mes para el análisis de dieta. *Meses en los que sólo se colectaron muestras, quedando pendientes los análisis palinológicos.

Mes para análisis de la dieta	Fecha de colocación de plástico o tul	Fecha de colecta heces
Julio	22/7/2022	5/8/2022
Agosto	5/8/2022	9/9/2022
Septiembre	9/9/2022	10/10/2022
Octubre	10/10/2022	5/11/2022
Noviembre	5/11/2022	4/12/2022
Diciembre	4/12/2022	6/1/2023
Enero	6/1/2023	14/2/2023
Febrero	14/2/2023	9/3/2023
Marzo*	9/3/2023	06/04/2023
Abril*	06/04/2023	04/05/2023
Mayo*	04/05/2023	03/06/2023
Junio*	03/06/2023	04/07/2023

Tabla A2. Especies vegetales con evidencia de quiropterofilia en el sur de la biorregión Mata Atlántica. Ver referencias en Tabla 1.

Especies de plantas	Especies de murciélagos	Ecorregión	Referencia abreviada	Provincias de Argentina
Bignoniaceae				
<i>Kigelia africana</i>	<i>Glossophaga soricina</i>	Sierra del Mar	Silva, 1991	-Presente, exótica
Bromeliaceae				
<i>Alcantarea imperialis</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>Artibeus lituratus</i>	Sierra del Mar	Martinelli, 1994	
<i>Alcantarea regina</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>A. geoffroyi</i> , <i>A. lituratus</i> , <i>G. soricina</i>	Sierra del Mar	Martinelli, 1994	
<i>Billbergia horrida</i>	<i>G. soricina</i>	Alto Paraná	Marques <i>et al.</i> , 2015	
<i>Pitcairnia albiflos</i>	<i>Lonchophylla peracchi</i> , <i>G. soricina</i>	Sierra del Mar	Wendt <i>et al.</i> , 2001	
<i>Vriesea aff. bituminosa</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Sazima <i>et al.</i> , 1995	

<i>Vriesea atra</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Martinelli, 1994	
<i>Vriesea bituminosa</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Sazima <i>et al.</i> , 1999; Sazima, 1995	
<i>Vriesea gigantea</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>NN sp.</i>	Sierra del Mar	Sazima <i>et al.</i> , 1999; Sazima <i>et al.</i> , 1995; Araújo <i>et al.</i> , 2004	
<i>Vriesea hoehneana</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>Pygoderma bilabiatum</i>	Araucaria	Kaehler <i>et al.</i> , 2005	
<i>Vriesea longicaulis</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar Alto Paraná	Sazima <i>et al.</i> , 1995; Wolowski <i>et al.</i> , 2013	
<i>Vriesea longiscapa</i>	<i>A. geoffroyi</i> <i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Sazima <i>et al.</i> , 1999; Sazima <i>et al.</i> , 1995	
<i>Vriesea platynema</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>A. geoffroyi</i> , <i>P. bilabiatum</i> , <i>NN sp.</i>	Araucaria	Kaehler <i>et al.</i> , 2005; Scultori, 2010	Mis, Sal
<i>Vriesea sazimae</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Sazima <i>et al.</i> , 1999; Sazima <i>et al.</i> , 1995	
<i>Vriesea sp.</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>NN sp.</i>	Sierra del Mar	Araújo <i>et al.</i> , 2004; Barros <i>et al.</i> , 2013	
Campanulaceae				
<i>Siphocampylus sulfureus</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Sazima <i>et al.</i> 1994; Sazima <i>et al.</i> 1999	
Cannabeaceae				
<i>Celtis sp.</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Barros <i>et al.</i> 2013	
Combretaceae				
<i>Combretum fruticosum</i>	<i>G. soricina</i>	Sierra del Mar		Bs As, Cha, Cor, Entre Ríos, For, Mis
Fabaceae				
<i>Bauhinia cf. rufa</i>	<i>Phyllostomus discolor</i>	Sierra del Mar	Sazima 1976	

<i>Bauhinia forficata</i>	<i>Carollia perspicillata</i>	Alto Paraná	Santos, 1994	Cha, Cba, Cor, Eri, For, Juj, Mis , Sal, Sfe, Tuc
<i>Bauhinia purpurea</i>	<i>G. soricina</i>	Sierra del Mar	Silva 1991	
<i>Bauhinia rufa</i>	<i>A. caudifer, G. soricina, P. discolor</i>	Alto Paraná	Sazima 1977; Faria 1995	
<i>Bauhinia sp.</i>	<i>A. caudifer, G. soricina, P. discolor</i>	Alto Paraná Sierra del Mar	Sazima, I & M. Sazima 1977 Sazima 1976	
<i>Hymenaea courbaril</i>	<i>A. caudifer, G. soricina</i>	Alto Paraná	Faria 1995	
<i>Inga affinis</i>	<i>A. caudifer, G. soricina, NN sp.</i>	Alto Paraná	Scultori 2010	Cor, Mis
<i>Inga edulis</i>	<i>A. lituratus, NN sp.</i>	Alto Paraná	Scultori 2010	Juj, Sal
<i>Inga marginata</i>	<i>NN sp.</i>	Alto Paraná	Scultori 2010	Cor, Juj, Mis , Sal
<i>Inga sessilis</i>	<i>A. caudifer, G. soricina, NN sp.</i>	Sierra del Mar	Amorim et al. 2013	
<i>Inga sp.</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Barros et al. 2013	
<i>Inga subnuda</i>	<i>G. soricina</i>	Sierra del Mar	Avila et al. 2015	
<i>Mucuna urens</i>	<i>A. caudifer, G. soricina, NN sp.</i>	Sierra del Mar Alto Paraná	Sazima et al. 1999; Agostini 2008; Agostini et al. 2011; Scultori 2010	
Gesneriaceae				
<i>Paliavana prasinata</i>	<i>G. soricina</i>	Alto Paraná	San Martin 2004	
Lythraceae				
<i>Lafoensia vandelliana</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Sazima et al. 1999	
<i>Lafoensia glyptocarpa</i>	<i>A. lituratus, G. soricina, P. discolor, P. hastatus, P. lineatus</i>	Sierra del Mar Alto Paraná	Sazima 1977; Sazima et al. 1994; Sazima et al. 1999; Sazima	

			1976; Silva & Peracchi 1995	
<i>Lafoensia pacari</i>	<i>G. soricina</i>	Alto Paraná	Sazima 2022	
Magnoleaceae				
<i>Magnolia ovata</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Barros <i>et al.</i> , 2013	
Malvaceae				
<i>Abutilon sp.</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Barros <i>et al.</i> , 2013	
<i>Abutilon peltatum</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>G. soricina</i>	Alto Paraná	Faria, 1995	
<i>Callianthe aff. regnellii</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Sazima & Buzato, 1994, 1999	
<i>Callianthe bedfordiana</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>A. geoffroyi</i>	Alto Paraná	Wolowski <i>et al.</i> , 2013, 2016	
<i>Callianthe fluviatilis</i>	<i>G. soricina</i>	Alto Paraná	Sazima, 2022	
<i>Callianthe regnellii</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Buzato <i>et al.</i> , 1994; Sazima <i>et al.</i> , 1999	
<i>Callianthe rufinerva</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Buzato <i>et al.</i> , 1994; Kaehler <i>et al.</i> , 2005	
<i>Ceiba speciosa</i>	<i>G. soricina</i>	Sierra del Mar	Silva, 1991	Cha, Cor, For, Mis , Sta Fe
<i>Eriotheca pentaphylla</i>	<i>NN sp.</i>	Sierra del Mar	Sazima & Buzato, 1999	
<i>Helicteres ovata</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>G. soricina</i>	Alto Paraná	Faria, 1995; Sazima, 1976	
<i>Luehea grandiflora</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>G. soricina</i>	Alto Paraná	Faria, 1995	
<i>Luehea speciosa</i>	<i>G. soricina</i>	Alto Paraná	Sazima, 2022, Sazima <i>et al.</i> , 1982	
<i>Pachira calophylla</i>	<i>Anoura caudifer</i> , <i>Anoura geoffroyi</i>	Sierra del Mar	Fischer <i>et al.</i> , 1992	

<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>G. soricina</i> , <i>P. hastatus</i> , <i>A. geoffroyi</i> , <i>P. recifinus</i> , <i>NN sp.</i>	Sierra del Mar Alto Paraná	Silva <i>et al.</i> , 1995; Barros <i>et al.</i> , 2013; Fischer <i>et al.</i> , 1992; Scultori, 2010	
<i>Pseudobombax longiflorum</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>G. soricina</i>	Alto Paraná	Faria, 1995	
Marcgraviaceae				
<i>Marcgravia myriostigma</i>	<i>A. caudifera</i> , <i>G. soricina</i>	Sierra del Mar	Sazima, 1976; Sazima, 1980	
<i>Marcgravia polyantha</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>NN sp.</i>	Sierra del Mar Alto Paraná	Barros <i>et al.</i> , 2013; Sazima <i>et al.</i> , 1999 Scultori, 2010	
Musaceae				
<i>Musa x paradisiaca</i>	<i>G. soricina</i> , <i>L. peracchi</i> , <i>P. discolor</i>	Alto Paraná Sierra del Mar	Pedrozo <i>et al.</i> , 2018; Luz <i>et al.</i> , 2015 Souza <i>et al.</i> , 2014	-Presente, cultivada
Myrtaceae				
<i>Eucaliptus sp.</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Barros <i>et al.</i> , 2013	
Passifloraceae				
<i>Passiflora mucronata</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>C. perspicillata</i> , <i>G. soricina</i>	Sierra del Mar Alto Paraná	Avila <i>et al.</i> , 2022; Sazima, 1976 Sazima, 1978; Varassin <i>et al.</i> , 2001	
<i>Passiflora ovalis</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>A. geoffroyi</i>	Sierra del Mar	Sazima <i>et al.</i> , 1999	
Proteaceae				
<i>Roupala montana</i>	<i>A. caudifer</i>	Sierra del Mar	Barros <i>et al.</i> , 2013	Mis, Sal
Rubiaceae				
<i>Hillia illustris</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>L. peracchii</i> , <i>NN sp.</i>	Alto Paraná Sierra del Mar	Sazima & Buzato, 1999; Scultori, 2010	
Solanaceae				
<i>Dyssoschroma viridiflorum</i>	<i>A. caudifer</i> , <i>G. soricina</i> , <i>NN sp.</i>	Alto Paraná Sierra del Mar	Verçosa <i>et al.</i> , 2012; Sazima & Buzato, 1999	