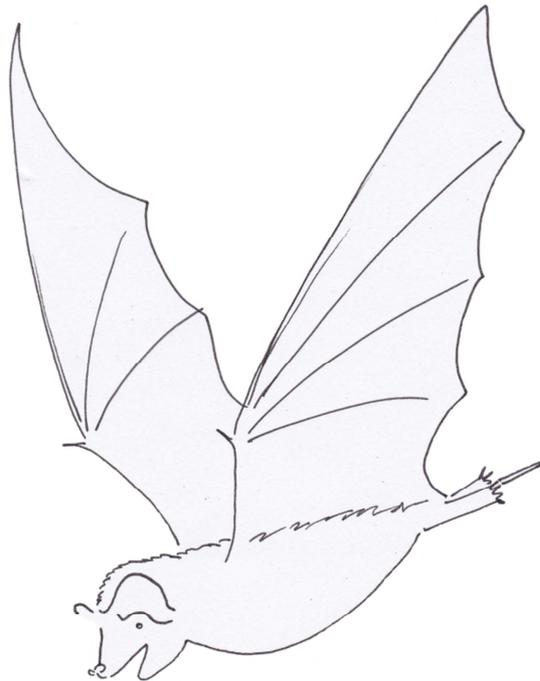


Tesis de Maestría en Ecología

DIETA DE MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN URUGUAY: UNA  
APROXIMACIÓN AL CONOCIMIENTO SOBRE SU POTENCIALIDAD  
COMO CONTROLADORES DE INSECTOS NOCIVOS

Lic. Ana Laura Rodales



Montevideo, Uruguay

2015

Tesis de Maestría en Biología, opción Ecología

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)

Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Montevideo, Uruguay

2015

Orientador: Dr. Álvaro Soutullo

Tribunal: Dr. Marcelo Loureiro, Dr. Enrique Morelli, Dr. Rubén Bárquez

## INDICE

AGRADECIMIENTOS .....	5
RESUMEN .....	6
1. INTRODUCCIÓN .....	8
1.1. Los murciélagos como controladores.....	9
1.2. Dieta como una dimensión del nicho ecológico.....	10
1.3. Antecedentes en Uruguay.....	11
2. OBJETIVO GENERAL: .....	12
2.1. Objetivos específicos:.....	13
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
3.1. Lógica de los análisis.....	14
3.2. Especies estudiadas.....	15
3.3. Procedencia de las muestras.....	15
3.4. Colecta de muestras y sitios de estudio en Florida.....	17
3.5. Colección comparativa de artrópodos.....	19
3.6. Análisis de fecas.....	19
3.7. Identificación de los ítems.....	20
3.8. Descripción y análisis de la dieta.....	20
3.9. Determinación de las posibles implicancias en el control de insectos nocivos y cultivos favorecidos.....	23
4. RESULTADOS .....	24
4.1. Descripción de la dieta de <i>M. molossus</i> .....	24
4.2. Variación estacional en la dieta de <i>M. molossus</i> .....	25
4.3. Variaciones locales en la dieta de <i>M. molossus</i> .....	28
4.4. Diferencias en la dieta de <i>M. molossus</i> y <i>E. furinalis</i> en Paso Pache.....	30
4.5. Diferencias estacionales en la dieta de <i>M. molossus</i> y <i>E. furinalis</i> .....	31
4.6. Potenciales implicancias en el consumo de familias de insectos que presentan especies consideradas de importancia económica.....	34
5. DISCUSIÓN .....	43
5.1. Descripción de la dieta de <i>M. molossus</i> .....	43
5.2. Variación estacional.....	45
5.3. Variación local.....	48
5.4. Variación entre especies.....	48
5.5. Variación estacional entre especies.....	49
5.6. Implicancias en el control de insectos nocivos.....	51

6. CONCLUSIONES .....	54
7. PERSPECTIVAS.....	56
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	57
9. ANEXOS.....	67
9.1. Anexo 1. Dieta general de <i>M. molossus</i> .....	67
9.2. Anexo 2. Variación estacional en la dieta de <i>M. molossus</i> .....	69
9.3. Anexo 3. Variación local en la dieta de <i>M. molossus</i> .....	71
9.4. Anexo 4. Diferencias en la dieta de <i>M. molossus</i> y <i>E. furinalis</i> .....	72
9.5. Anexo 5. Variaciones estacionales en la dieta de <i>M. molossus</i> y <i>E. furinalis</i> .....	74

## **AGRADECIMIENTOS**

A Álvaro por haberme guiado en esta etapa de mi carrera, por darle orden y claridad a las ideas, y por todos los buenos consejos que me brindó durante todo el proceso. Gracias Alvarete!

Al tribunal por sus sugerencias, correcciones y aportes que hicieron sin duda más rico este trabajo.

A todos aquellos colegas y amigos que me ayudaron en el trabajo de campo.

Al laboratorio de Etología, Ecología y Evolución del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE) donde procesé todas las muestras, por recibirme tan amablemente, hacerme sentir en casa, por compartir un montón de almuerzos y momentos muy enriquecedores en temas profesionales y personales.

A Viviana Calisto y Enrique Morelli por su invaluable ayuda en la identificación de los insectos y acompañarme desde los inicios en esta ardua tarea.

Al PCMU, en especial a Enrique M. González y Germán Botto, porque junto a ellos he podido canalizar las ganas de estudiar estos maravillosos “aliados nocturnos”.

A RELCOM por interesarse en el trabajo y premiar parte de esta tesis en el 1er Congreso Latinoamericano de Conservación de Murciélagos.

A Enrique Castiglioni e Iris Scatoni, por recibirme en sus laboratorios y ayudarme a despejar dudas con respecto a insectos de importancia agrícola y forestal.

A mis amigos por todo el aguante y siempre estar ahí para los momentos de catarsis y diversión!

A mi familia, en especial a mi madre y padre, por siempre creer en mí y apoyarme en todo lo que hago, a pesar de que a veces pueda parecer un poco raro... Gracias padres!!

Y por último, pero no menos importante, a Daniel el biólogo y mi compañero de camino, por todas esas discusiones que llevaron a buen puerto este trabajo, y por aguantarme y comprenderme en los momentos difíciles. Gracias negro!!

Esta tesis se realizó gracias a la beca de maestría otorgada por la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII).

## RESUMEN

La dieta de una especie, así como las interacciones con otras especies, es considerada como una de las dimensiones más importantes de su nicho ecológico. Una descripción de la dieta de cada especie o población de murciélagos es esencial para explicar los patrones de uso de hábitats y predecir cómo grandes cambios en las comunidades de insectos, resultado de las actividades humanas, podrían afectar a los murciélagos insectívoros. Estos organismos son los principales depredadores de insectos nocturnos y tienen el potencial de actuar como controladores biológicos de especies perjudiciales para el hombre, como las plagas forestales y de cultivos. En las últimas décadas, se han publicado estudios que confirman y destacan el papel de los murciélagos como controladores de poblaciones de insectos. En Uruguay, el conocimiento sobre murciélagos está limitado a observaciones aisladas y citas de especies, desconociéndose aspectos básicos de la biología del grupo.

Por tanto, el propósito de esta tesis es ampliar la información disponible sobre la dieta de los murciélagos insectívoros en el país, y explorar su papel como controladores de insectos perjudiciales.

Particularmente, el objetivo de la tesis fue describir la dieta de un murciélago de la Familia Molossidae (*Molossus molossus*) y compararla con la de una especie de la Familia Vespertilionidae (*Eptesicus furinalis*), así como evaluar la potencialidad de éstos organismos como controladores biológicos de especies potencialmente perjudiciales para la agricultura.

Para describir la dieta de *M. molossus*, se analizaron muestras fecales provenientes de siete departamentos del país, identificando la presencia y la importancia en la dieta, de los grupos taxonómicos que forman parte de las muestras, así como aquellos grupos que incluyen especies reconocidas como de importancia agrícola y forestal. Se analizaron variaciones temporales en la composición de la dieta, comparando la composición en primavera, verano y otoño. A su vez, se estudiaron diferencias en la dieta entre localidades ubicadas en contextos rurales diferentes (Paso Pache y Colonia Sánchez, departamento de Florida). Finalmente, se evaluó la similitud en la composición de la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis* y su variación a lo largo del año en la localidad de Paso

Pache. Los resultados indican que la dieta de *M. molossus* es amplia y que existen diferencias significativas entre estaciones, pero no entre localidades cercanas, aunque estén rodeadas de contextos rurales diferentes, o de la dieta de *E. furinalis* en una de esas localidades. Se identificaron 33 categorías de presas asignables a nueve órdenes y 23 familias de insectos y una subclase de Arachnida en la dieta de *M. molossus*. La subclase y los nueve órdenes registrados (en orden de importancia en la dieta) fueron: Coleoptera, Hemiptera, Diptera, Lepidoptera, Acari, Odonata, Hymenoptera, Neuroptera, Orthoptera y Ephemeroptera. Se identificaron nueve familias que incluyen especies potencialmente perjudiciales para la agricultura o forestación: Scarabaeidae, Pentatomidae, Cicadellidae, Delphacidae, Cercopidae, Elateridae, Curculionidae, Bruchidae y Tipulidae.

Se observó variación estacional en el consumo de estas familias por parte de ambas especies de murciélagos. Además, *M. molossus* y *E. furinalis* podrían ser considerados como complementarios en el control de especies de importancia agrícola o forestal, ya que se observaron diferentes proporciones de estos grupos. En este sentido, a la hora de pensar en evaluaciones más detalladas sobre el papel de los murciélagos insectívoros como controladores de insectos de importancia agrícola y forestal habría que evaluar puntualmente la estacionalidad en la dieta y tener en cuenta la comunidad de murciélagos insectívoros en conjunto. A su vez, conocer la dieta de los murciélagos insectívoros es importante para un manejo apropiado de estos animales, que favorezca su conservación, ya que frecuentemente se encuentran en conflicto con los seres humanos.

## 1. INTRODUCCIÓN

Desde que surge la agricultura, el ser humano ha controlado a las especies que dificultan la producción agrícola. Se estima que aproximadamente el 14% de las cosechas mundiales se pierden por ataques de organismos plagas, sin tener en cuenta los perjuicios que insectos y ácaros provocan sobre productos almacenados pos-cosecha (Bentancourt & Scatoni, 2010). Cuando una especie es identificada como dañina para los cultivos, los productores implementan métodos de control para asegurar la productividad de las plantaciones (Cañedo *et al.*, 2011), como es el caso del uso de plaguicidas. En Uruguay, a pesar de que en las últimas décadas se ha incrementado la producción agro-forestal acompañada de un aumento en el uso de insecticidas, nunca han sido evaluadas las pérdidas económicas (Bentancourt & Scatoni, 2010). En cambio se cuenta con información detallada de las importaciones de productos fitosanitarios, donde los insecticidas alcanzaron el valor de 45 millones de dólares aproximadamente para el año 2014 (MGAP-DGSA, 2014).

La biodiversidad es de gran importancia para el mantenimiento de las funciones ecosistémicas (Hooper *et al.*, 2005). El sistema agrícola no escapa a esto y necesita de la biodiversidad para, entre otras cosas, la recuperación del suelo degradado o compactado, la descomposición de materia orgánica y el control o regulación de especies perjudiciales. El restablecimiento o mantenimiento de la biodiversidad en los sistemas agrícolas permite reducir la dependencia de insumos externos (como el uso de plaguicidas) (MGAP, 2013). Todas las especies de insectos potencialmente problemáticos tienen depredadores naturales que las controlan, identificarlos y evaluar su eficiencia en cuanto al control es muy importante para lograr un uso racional de plaguicidas e implementar estrategias de manejo (Zerbino & Ribeiro, 2000). Los murciélagos insectívoros son parte de esta biodiversidad y se ha demostrado que se alimentan de insectos nocivos (McCracken *et al.*, 2012) por lo que resulta de importancia comprender su rol dentro estos sistemas agrícolas.

Se calcula que sólo el 1% del plaguicida aplicado en los cultivos llega a las especies que se busca controlar, mientras que el 25% es retenido en el follaje, el 30% queda en el suelo y el 44% restante va a la atmosfera por volatilización o a los

sistemas acuáticos por escorrentía o lixiviación (Brady & Weil, 2002). La Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) en su definición del Manejo Integrado de Plagas (MIP) menciona como principio esencial que el MIP se debe aplicar teniendo como base primordial a la diversidad local, incluyendo el control biológico y el uso de la diversidad funcional (Cañedo *et al.*, 2011).

### **1.1. Los murciélagos como controladores**

En todo el mundo los seres humanos compiten con una multitud de especies que son plagas de alimentos, fibras y madera, pero como se menciona anteriormente, existen depredadores naturales que en gran medida reducen las densidades de muchas de estas especies perjudiciales (Cleveland *et al.*, 2006). Los murciélagos insectívoros, alrededor del 70% (Amengual *et al.*, 2004; Miralles & Massanés, 1995) de un total de 1116 especies del orden (Wilson & Reeder, 2005), son los principales depredadores de insectos nocturnos y tienen el potencial de actuar como controladores biológicos de especies perjudiciales para el hombre (Aguar & Antonini, 2008; Scanlon, 2006), tales como plagas forestales y de cultivos (Boyles *et al.*, 2011).

Históricamente los murciélagos fueron considerados controladores de insectos de riesgo sanitario o plagas de cultivos, pero sin un respaldo empírico que lo sustentara. Por el contrario, en las últimas décadas aparecieron estudios que confirman y destacan el papel de los murciélagos como controladores de poblaciones de insectos (Boyles *et al.*, 2011; Cleveland *et al.*, 2006; Kalka *et al.*, 2008; Kunz *et al.*, 2011; McCracken *et al.*, 2012; Maine & Boyles, 2015; Williams-Guillén *et al.*, 2008). En algunas especies de murciélagos se ha observado que la capacidad para consumir insectos en una noche varía aproximadamente entre la mitad (Kunz *et al.*, 1995) y una vez y medio su peso (Dos Reies, 2007). Esto impacta en la comunidad de insectos habiéndose detectado incrementos de un 84% en la densidad de artrópodos sobre plantas excluidas de murciélagos (Williams-Guillén *et al.*, 2008). Cleveland *et al.* (2006) estimaron que el control que la especie *Tadarida brasiliensis* (Molossidae, especie presente en Uruguay) ejerce sobre plagas de cultivos de algodón en Texas (EEUU), equivale a un 12% de la

producción de algodón. Estudios similares en Indiana (EEUU) sugieren que 150 individuos de *Eptesicus fuscus* (Vespertilionidae, género presente en Uruguay) pueden consumir aproximadamente 1.3 millones de insectos plaga cada año (Whitaker, 1995). Boyles y colaboradores (2011) a través de extrapolaciones geográficas de modelos a pequeña escala estiman el valor del servicio ecosistémico brindado por los murciélagos insectívoros en el territorio de EEUU en más de tres mil millones de dólares anuales. Aún más notorios son los resultados obtenidos por Maine y Boyles recientemente (2015), donde no solo demostraron que los murciélagos insectívoros disminuyen las plagas presentes en el maíz y los daños provocados al cultivo, sino que también disminuyen indirectamente la presencia de hongos asociadas a las plagas y un compuesto tóxico asociado a dicho hongo. A su vez, existen experiencias de construir refugios (casas) para murciélagos en cultivos, aprovechando el servicio brindado por éstos, que permiten evitar el uso de pesticidas (Tuttle & Moreno, 2005). Teniendo en cuenta estos antecedentes, resulta relevante obtener datos sobre el comportamiento trófico de los murciélagos en Uruguay, como una primera aproximación para evaluar su capacidad como herramienta de manejo en el sector productivo, como el desarrollo de prácticas de control de plagas amigables con el medio ambiente.

### **1.2. Dieta como una dimensión del nicho ecológico**

La dieta de una especie, así como las interacciones con otras especies, es considerada como una de las dimensiones más importantes del nicho ecológico (Schoener, 1974). Hutchinson (1957) definió al nicho como el grupo de variables ambientales en los que una especie puede sobrevivir. Se espera que dos especies simpátricas coexistan si existen diferencias suficientes entre sus nichos ecológicos. Por lo tanto, si dos especies comparten un recurso, el grado de solapamiento en la utilización de ese recurso será proporcional a la intensidad de la competencia entre las especies en cuestión (McNab, 1971; Schoener, 1974). Dado este escenario, las especies que no compitan efectivamente pueden ser excluidas de la comunidad o deberán repartir el recurso a través de la utilización del mismo en diferentes rangos (ej: temporal, espacial) en el que el recurso se encuentra disponible. Esto se conoce como la teoría de empaquetamiento de caracteres

(Hutchinson, 1959; MacArthur & Levins, 1967; May & MacArthur, 1972) donde las especies restringen el uso de un recurso (ej: alimento) como forma de evitar la competencia. Por lo que la composición de la dieta de una especie puede estar no solo limitada por lo que ésta pueda consumir sino por lo que especies simpátricas consuman. A su vez, un aspecto importante del estudio de los hábitos alimenticios de los murciélagos es que los insectos consumidos a menudo varían según el lugar y momento (ej.: estacionalmente y en diferentes hábitats) (Whitaker *et al.*, 2009), lo cual se verá reflejado en la composición de la dieta de la mayoría de los murciélagos insectívoros (Fukui & Agetsuma, 2010; McWilliams, 2005; Whitaker, 1995). Respecto a la variación geográfica o ambiental existen trabajos que evidencian la sensibilidad de los insectos a cambios ambientales locales, habiendo diferencias en la composición de la comunidad de insectos (French, 1999; Hughes *et al.*, 2000; Werner & Raffa, 2000), por lo cual es de esperar que se brinde una oferta alimenticia distinta a los murciélagos en función del ambiente donde ellos se encuentren.

Una descripción de la dieta para cada especie de murciélago o población es esencial para explicar los patrones de uso de hábitats, y para predecir cómo grandes cambios en las comunidades de insectos resultado de las actividades humanas (como el control de plagas o modificaciones de hábitats) podrían afectar a los murciélagos (Fukui & Agetsuma, 2010). Además, conocer la dieta de murciélagos insectívoros es importante para un manejo apropiado de estos animales que promueva su conservación, ya que a menudo se encuentran en conflicto con los humanos (Fukui & Agetsuma, 2010).

### **1.3. Antecedentes en Uruguay**

Los estudios sobre la biología básica de los murciélagos en Uruguay están limitados a observaciones aisladas y citas de especies, desconociéndose aspectos básicos de la biología del grupo (Sosa, 2003). En 2007, se presentó un estudio sobre la morfología de las alas de murciélagos insectívoros de Uruguay (Tesis de Maestría) donde se abordó tangencialmente la dieta de algunas especies, pero sin ser el objetivo de la tesis explorar la dieta de las mismas (Sosa, 2007). A partir de 2009 comenzaron a realizarse estudios sobre ecología trófica de estos animales en

el país, mediante un proyecto de iniciación a la investigación (ANII) realizado en una colonia mixta de murciélagos en la ciudad de Montevideo (Rodales *et al.*, 2009). En ese estudio se analizaron 59 muestras tomadas de un refugio que compartían las especies *Tadarida brasiliensis* (Molossidae) y *Myotis albescens* (Vespertilionidae). Se detectaron seis órdenes de insectos (Coleoptera, Lepidoptera, Diptera, Trichoptera, Hemiptera e Hymenoptera) con una clara dominancia de Diptera, presente en el 90% de la muestras, seguido por Coleoptera (59%). A su vez, en el año 2012, se desarrolló un proyecto estudiantil PAIE (CSIC) donde se estudió preliminarmente la dieta de dos especies de murciélagos insectívoros (*Myotis albescens* y *Eptesicus furinalis*) en el Departamento de Canelones (Calisto *et al.*, 2012). Para *M. albescens* se analizaron cinco muestras donde se registraron tres órdenes: Diptera, Hemiptera y Lepidoptera, siendo los dos primeros los predominantes estando presentes en el 80% de las muestras. Para *E. furinalis* se analizaron 11 muestras y se detectaron cinco órdenes: Diptera, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera e Hymenoptera. Al igual que para la otra especie los órdenes que predominaron en las muestras fueron Diptera (90%) y Hemiptera (80%).

Dado lo mencionado, el propósito de esta tesis ha sido ampliar la información disponible sobre la dieta de los murciélagos insectívoros en Uruguay, y explorar el papel de éstos como controladores de insectos nocivos. De esta forma se pretende incentivar futuros emprendimientos que permitan evaluar la importancia del servicio ecosistémico (control de insectos) que brindan los murciélagos en Uruguay.

## **2. OBJETIVO GENERAL:**

Describir la dieta de *Molossus molossus* y compararla con la dieta de *Eptesicus furinalis*, así como evaluar la potencialidad de éstos organismos como controladores biológicos de especies perjudiciales para la agricultura.

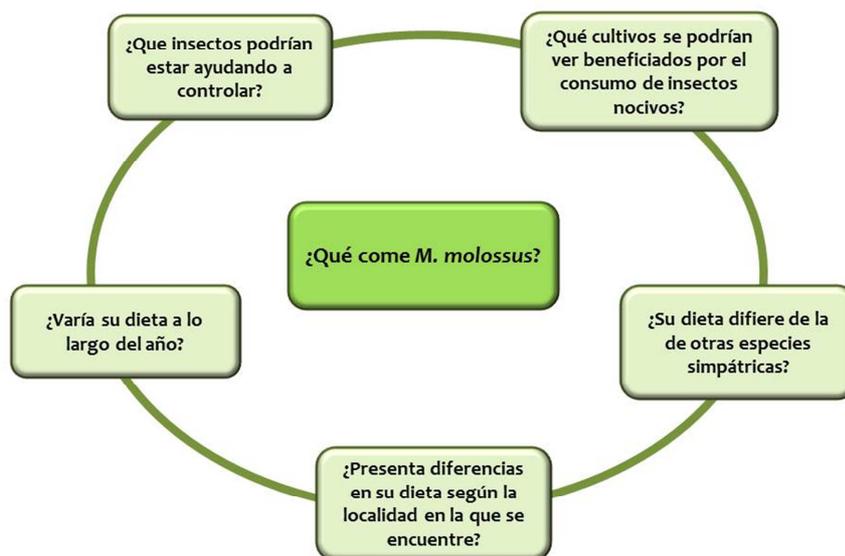
### **2.1. Objetivos específicos:**

1. Describir la dieta de *Molossus molossus* en Uruguay e identificar las familias consumidas que contienen especies potencialmente perjudiciales para la agricultura o forestación, que podría estar contribuyendo a controlar.
2. Evaluar la existencia de variaciones estacionales en la composición de la dieta de *M. molossus*.
3. Comparar la dieta de *M. molossus* en dos localidades del país.
4. Comparar la dieta de *Molossus molossus* y *Eptesicus furinalis* en una misma localidad y su variación a lo largo de un año.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. Lógica de los análisis

La figura 1 resume las preguntas que se abordaron en esta tesis y la lógica con la que se integran estas preguntas para alcanzar los objetivos planteados.



**Figura 1.** Principales preguntas planteadas para esta tesis.

Para describir la dieta de *M. molossus* (objetivo 1), se analizaron 46 muestras provenientes de los departamentos de Artigas, Colonia, Florida, Montevideo, Paysandú, Rocha y San José, y se identificó la presencia e importancia en la dieta de grupos taxonómicos que incluyen especies reconocidas como perjudiciales o potencialmente perjudiciales para ciertos cultivos. Para analizar las variaciones temporales en la dieta de *M. molossus* (objetivo 2) se comparó la composición de la dieta en primavera, verano y otoño. Para analizar diferencias en la dieta entre localidades (objetivo 3) se analizaron 31 muestras de Paso Pache y paraje Colonia Sánchez (Florida), ubicadas en contextos rurales diferentes. Finalmente, para evaluar la similitud en la composición en la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis* y su variación a lo largo del año (objetivo 4), se analizaron 31 muestras colectadas en primavera y verano en Paso Pache.

### **3.2. Especies estudiadas**

*Molossus molossus* (Familia Molossidae) es una especie de murciélago insectívoro aéreo bastante común en Uruguay. Presenta una distribución amplia a nivel continental, abarcando desde México hasta el sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). En Uruguay está potencialmente presente en todo el país (González & Martínez-Lanfranco, 2010). Utiliza tanto refugios naturales (cavernas y huecos de árboles) como antrópicos (cielorrasos, cámaras de aire de paredes dobles, edificios abandonados). Se lo ha encontrado numerosas veces asociado a *E. furinalis* en construcciones humanas. En Uruguay se considera No Amenazado (González & Martínez-Lanfranco, 2010). *Molossus molossus*, al igual que la mayoría de los molósidos, presenta alas angostas y puntiagudas lo que le permite volar a mayor velocidad que los vespertilionidos. A su vez, los molósidos se especializan en la captura de insectos a través de una persecución ágil y veloz en áreas abiertas (Sosa, 2007).

*Eptesicus furinalis* (Familia Vespertilionidae) es una especie de murciélago insectívoro aéreo bastante común en Uruguay. Presenta una distribución continental amplia (desde México a Argentina) estando Uruguay cerca de su límite de distribución sur. En Uruguay se la encuentra en todo el país (González & Martínez-Lanfranco, 2010). Es más común en el ámbito rural. Se refugia en árboles (es común bajo cortezas) y en estructuras humanas, donde puede ser encontrado junto a *M. molossus*. En Uruguay se considera No Amenazado (González & Martínez-Lanfranco, 2010). Los vespertilionidos presentan alas anchas y de puntas redondeadas lo que les permite tener una alta capacidad de maniobrar en espacios cerrados (Sosa, 2007).

### **3.3. Procedencia de las muestras**

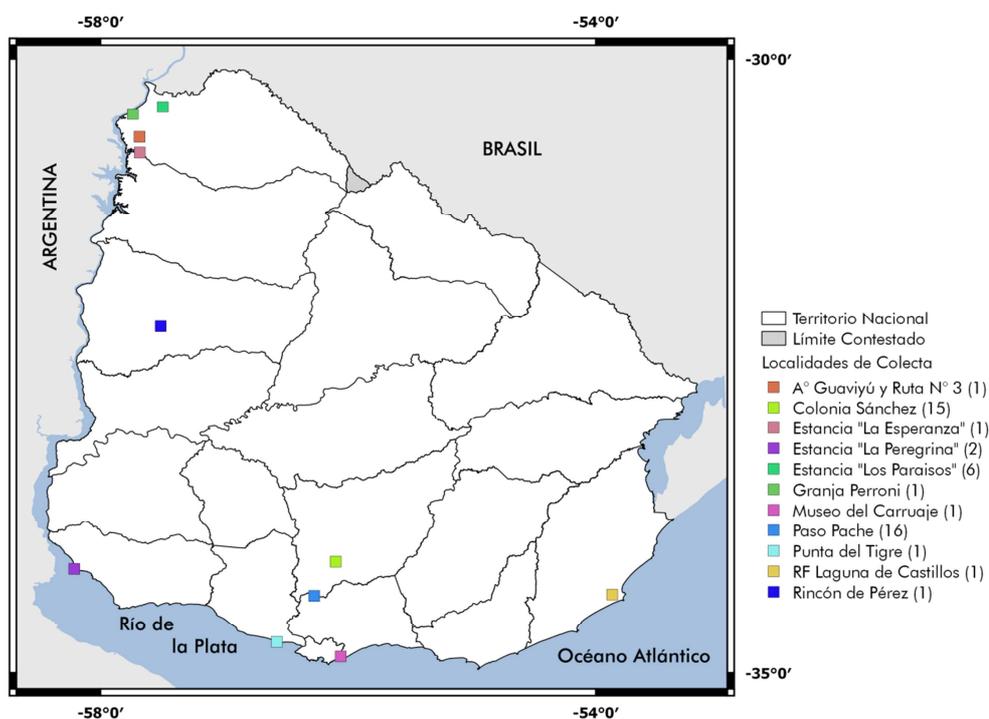
El análisis de contenido estomacal representa la principal técnica en estudios de dieta, no obstante, actualmente se hace énfasis en la aplicación de métodos menos invasivos (Trites & Joy, 2005) como el análisis de heces. Este tipo de análisis se destaca por proveer un alto número de muestras y proporcionar una estimación confiable de la composición de la dieta en murciélagos insectívoros, sin la necesidad de sacrificar animales (Machado Silvera, 2002; Kunz & Whitaker, 1983).

Por tanto la presente tesis basó el estudio de la dieta de dos especies de murciélagos insectívoros en el análisis de muestras fecales. Algunas de las limitaciones del estudio de dieta a través de las heces incluye la falta de datos sobre digestión diferencial y la incertidumbre sobre el período de tiempo en el que los insectos fueron comidos (Whitaker *et al.*, 2009).

Para el caso de *M. molossus* se analizaron un total de 46 muestras provenientes de siete departamentos del país: Artigas, Colonia, Florida, Montevideo, Paysandú, Rocha y San José (Figura 2). Las muestras procedentes de los departamentos de Artigas, Colonia, Montevideo, Paysandú, Rocha y San José pertenecen a la incipiente colección de fecas de mamíferos del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), datan en su mayoría del año 2010 y suman un total de 15 muestras. Las restantes 31 muestras fueron colectadas en el departamento de Florida (Localidad de Paso Pache y Colonia Sánchez) en el marco de esta tesis en los años 2012 y 2013. Todas las muestras utilizadas en este estudio pertenecieron a individuos adultos (determinados por el grado de osificación de las epífisis de las falanges) y salvo casos particulares cada una de ellas procedió de un solo individuo (ver sección 3.6).

Las muestras provenientes de Artigas, fueron colectadas en áreas rurales peridomésticas, en torno a la Ruta Nacional N°3. Esta zona presenta principalmente cultivos de caña de azúcar y en menor medida de arroz. La muestra procedente de Paysandú, fue obtenida en la localidad de Rincón de Pérez, donde se ubica uno de los mayores macizos de monte nativo en nuestro país asociado al Arroyo Queguay. Las muestras de Colonia, fueron colectadas en la estancia La Peregrina, la que presenta un mosaico de monte nativo, bañados y pequeñas lagunas formadas por una antigua cantera de arena, además de la presencia del Río de la Plata. La muestra proveniente de San José, fue obtenida en la localidad de Punta del Tigre, zona costera del Río de la Plata, donde predomina la agricultura mezclada con parches de monte exótico (*Eucaliptus sp.*). La muestra originaria de Montevideo, fue colectada en el Museo del Carruaje, el cual está inmerso en una zona poblada en la periferia de la ciudad de Montevideo. Este museo presenta varias edificaciones en un predio con una arbolada de especies exóticas de gran porte y limitado por el Arroyo Carrasco. Por último, la muestra procedente de Rocha, fue colectada en el área protegida “Refugio de Fauna Laguna de Castillo”. La

zona se caracteriza por presentar un relicto de monte de ombúes (*Phytolacca dioica*) donde nace el Arroyo Valizas en la Laguna de Castillos. Los sitios del departamento de Florida, donde se colectaron la mayoría de las muestras, se describen a continuación.



**Figura 2.** Se muestran las diferentes localidades del país de donde provinieron las muestras analizadas. En las referencias se observa el nombre de cada localidad y entre paréntesis el número de muestras.

### 3.4. Colecta de muestras y sitios de estudio en Florida

Para obtener las muestras de la localidad de Paso Pache se realizaron tres visitas en los meses cálidos: setiembre y diciembre de 2012, y febrero de 2013. Paso Pache se encuentra en el límite del Departamento de Canelones con el Departamento de Florida, a 16 km aproximadamente al Norte de la ciudad de Canelones. En esta localidad se encuentran colonias numerosas de las especies *E. furinalis*, *Myotis albescens* y *M. molossus*. Las mismas se alojan a diferentes alturas bajo el puente abandonado de la antigua Ruta Nacional N° 5 que cruza el río Santa Lucia, límite entre los departamentos de Canelones y Florida. Los extremos del

puede se encuentran inmersos en monte ribereño secundario rodeado por agricultura. Para la captura de los ejemplares de *M. molossus* se colocaron en las dos zonas más altas del puente, dos pares de redes de niebla de 12 m de longitud cada una (un par por zona) y se mantuvieron desplegadas durante toda la noche. Cada par de redes implicó el uso de dos varillas de cinco metros de altura por lo que se colocó una red encima de la otra llegando a cubrir desde un metro del suelo hasta los 5 m de altura.

Para el caso de Colonia Sánchez también se realizaron tres visitas: noviembre de 2012, enero y abril de 2013. Esta localidad se encuentra aproximadamente a 10 km al Este de la ciudad de Florida por la Ruta Nacional N° 56. La zona se caracteriza por ser un área habitada, con producción lechera y agrícola. Al carecer de zonas boscosas cercanas, los murciélagos aprovechan las construcciones humanas y zonas aledañas como refugio (galpones, viviendas y sus patios arbolados). Se identificaron tres viviendas en la zona (una por cada visita) que servían de refugio para la especie *M. molossus*. Para las capturas se colocó una red de niebla de 12 m de longitud frente a la salida de cada refugio, durante las primeras dos horas de la noche.

De acuerdo con López-Damián (2009) y Scanlon (2006) los individuos capturados fueron colocados en bolsas de tela individuales y se esperó hasta que éstos defecaran dentro de la bolsa. El tiempo de espera, en ningún caso superó las tres horas. Las muestras obtenidas fueron colocadas en papel absorbente dentro de sobres de papel rotulados con la identificación taxonómica, n° de individuo, localidad, fecha, sexo y longitud del antebrazo. Luego de tomarse las muestras los individuos fueron liberados todos juntos, no superando las tres horas de cautiverio.

Para el caso de *E. furinalis* todas las muestras analizadas fueron colectadas en el marco de esta tesis en la localidad de Paso Pache. Para la captura de los animales se instalaron en la zona más baja del puente cinco redes de niebla de 12 m de longitud colocadas una a continuación de la otra y se mantuvieron desplegadas durante toda la noche. Para la toma de muestras se siguió el mismo procedimiento que el utilizado con *M. molossus*. Cada muestra analizada perteneció a un único individuo y en todos los casos se seleccionaron las muestras procedentes de

murciélagos adultos, los que se definieron por el grado de osificación de las epífisis de las falanges.

No se tomaron muestras en los meses fríos debido a que los murciélagos en zonas templadas entran en letargo durante esta época, habiendo especies que hibernan (Hock, 1951). Para las especies presentes en Uruguay no está establecido qué ocurre en esta época, si entran en letargo, hibernan o migran a latitudes más cálidas. No obstante, durante esta época existe una notoria disminución en las capturas, siendo en algunos casos nula (Obs. pers.).

### **3.5. Colección comparativa de artrópodos**

En las localidades de Florida (Paso Pache y Colonia Sánchez), al mismo tiempo que se colectaron las heces, se tomaron muestras de artrópodos, con el fin de ser utilizadas exclusivamente como referencia en la identificación de los componentes (ítems) presentes en las heces. Se utilizó un calderín de mano, el cual fue pasado durante una hora aproximadamente sobre la vegetación arbustiva y herbácea para capturar los insectos allí presentes. También se realizó una recolección manual de insectos debajo de luces cercanas a los refugios. Las muestras fueron preservadas en alcohol 70% y rotuladas con la fecha y localidad de procedencia. La metodología de colecta de los insectos no fue estructurada para obtener información ecológica o poblacional sino simplemente para efectos comparativos con los ítems presa encontrados en las muestras de fecas de los murciélagos.

### **3.6. Análisis de fecas**

Se consideró como unidad muestral al total de pellets (piezas fecales) depositados por un individuo dentro de la bolsa de tela (Whitaker *et al.* 2009). En el caso de que dos individuos o más se encontrasen compartiendo la bolsa de tela, el conjunto de pellets excretados por todos se consideró como una muestra única. Esto ocurre para algunas de las muestras utilizadas, depositadas en el MNHN, ya que éstas fueron tomadas en campañas con objetivos distintos a la presente tesis, donde no se priorizó el mantener a los individuos aislados hasta tomar la muestra de heces. Para obtener una estimación confiable de la dieta se analizaron al menos

cinco pellets por muestra (Whitaker *et al.*, 1996), salvo casos excepcionales en los que no se logró obtener ese número de pellets.

Para el análisis de los pellets se siguió la técnica utilizada por Machado Silvera (2002). Cada muestra fue previamente colocada en un recipiente junto con alcohol 70% durante al menos 24 horas. Luego se tomaron al azar cinco o más pellets para ser analizados por separado bajo lupa estereoscópica Olympus (SZ61) variando el aumento entre 20-40X. Cada pellet fue colocado individualmente en una caja de Petri junto con alcohol 70% y disgregado empleando una aguja y pinzas entomológicas. Cada parte potencialmente identificable fue retirada y colocada en otra caja de Petri donde se acomodaban todas las piezas de una muestra, separadas por pellets.

### **3.7. Identificación de los ítems**

Los ítems seleccionados como potencialmente identificables (antenas, extremidades, mandíbulas, alas, etc.) fueron determinados al menor nivel taxonómico posible. Para identificar los mismos se compararon con la colección de artrópodos de referencia creada durante este estudio. A su vez, se consultaron guías de identificación de artrópodos (Bentancourt *et al.*, 2009; Bentancourt, 2008; Baez, 1988) y guías específicas de identificación de ítems consumidos por murciélagos insectívoros (Whitaker *et al.*, 2009 y Shiel *et al.*, 1997).

### **3.8. Descripción y análisis de la dieta**

Para describir la composición de la dieta se calculó el porcentaje de Ocurrencia (%O) para cada uno de los ítems alimenticios, siendo el mismo:

$$\%O = (N_o/N_t) \times 100$$

donde  $N_o$  es el número de ocurrencia de una categoría (orden o familia) en el total de muestras y  $N_t$  es el total muestras analizadas. Este porcentaje brinda una idea de en cuántas muestras (o en cuántos individuos) del total se registró determinado

ítem. Este descriptor será utilizado principalmente para analizar el consumo de familias de importancia agrícola o forestal.

A su vez, se calculó el porcentaje de Frecuencia relativa ( $\%F$ ) para cada uno de los ítems consumidos, como:

$$\%F = (N_o/N_c) \times 100$$

siendo  $N_o$  el número de ocurrencias de una categoría (orden o familia) y  $N_c$  el total de ocurrencias de todas las categorías. Este indicador ofrece una idea de la importancia relativa que reviste cada categoría en la dieta total de cada especie (Shiel *et al.*, 1997; Whitaker *et al.*, 2009). Será utilizado principalmente para la descripción de dietas en general, entre estaciones, entre localidades y entre especies.

También se calculó la amplitud de nicho trófico ( $B$ ) a través del Índice de Levins (Krebs, 1999; Lou & Yurrita, 2005) utilizando la siguiente fórmula:

$$B = 1/\sum (p_i^2)$$

siendo  $p_i$  la proporción del ítem  $i$  relativa a los demás ítems ( $N_o/N_c$ ). Para calcular un intervalo de confianza (IC 95%) de esta estimación se utilizó el método de remuestreo de Jackknife (Krebs, 1999). Los valores de  $B$  y sus IC fueron estandarizados ( $B_{est}$ ) en una escala de 0 a 1 con el método de Hurlbert (1978), mediante la fórmula:

$$B_{est} = B - 1/n - 1$$

siendo  $n$  el número de categorías encontradas en determinada estación, localidad o especie. De esta forma cuando  $B_{est}$  se acerca a 1, más equitativa es la distribución

de frecuencias de los ítems en la dieta. En cambio cuando  $B_{est}$  se acerca a 0, mayor es la dominancia en términos de frecuencia de algunos ítems en la dieta (Krebs, 1999).

Con el fin de evaluar si la distribución de los diferentes ítems observados en la dieta de ambas especies (amplitud de nicho observada) difiere de lo esperado a partir de un muestreo aleatorio, se realizó un modelo nulo para contrastar con los datos observados. Este modelo nulo se hizo en base a un algoritmo o hipótesis nula ( $r00$ ) que forma parte de la función *commsimulator* del paquete *vegan* (Oksanen *et al.*, 2015) del software R (R Core Team, 2012). Dicho modelo asume que las muestras (filas) son independientes entre ellas. El algoritmo  $r00$  asigna en la matriz aleatoria la misma cantidad de 1 y 0 (presencias y ausencias) que existen en la matriz observada, pero asigna éstos totalmente al azar por lo que no se conservan los 1 tanto en columnas (ítems) como en filas (muestras) (Wright *et al.*, 1998). Por lo tanto, todos los ítems tienen la misma probabilidad de aparecer en la matriz aleatoria. Desvíos de esta distribución aleatoria sugieren que a) la oferta de los diferentes ítems en el ambiente no es homogénea, b) los murciélagos seleccionan preferentemente algunos ítems, o c) ambos.

Para calcular un valor promedio de  $B_{est}$  y el intervalo de confianza de 95% de este valor se generaron 1000 matrices aleatorias con el algoritmo  $r00$  y para cada una se calculó la amplitud de nicho estandarizado, y estos valores se compararon con los  $B_{est}$  observados.

El solapamiento de nicho trófico entre *M. molossus* y *E. furinalis* se calculó utilizando el índice simplificado de Morisita (Krebs, 1999), siendo el mismo:

$$C = 2 \sum_i^n p_{ij} \cdot p_{ik} / (\sum_i^n p_{ij}^2 + \sum_i^n p_{ik}^2)$$

siendo  $p_{ij}$  la proporción del ítem  $i$  relativa a los demás ítems ( $N_o/N_c$ ) consumidos por la especie  $j$ ;  $p_{ik}$  la proporción del ítem  $i$  relativa a los demás ítems ( $N_o/N_c$ ) consumidos por la especie  $k$  y  $n$  es el número total de estados que puede tomar  $i$ .  $C$  toma valores entre 0 y 1, donde 1 refleja un solapamiento total de la dieta de ambas especies y 0 dietas totalmente diferentes.

Todos estos índices fueron calculados para ambas especies y para las diferentes estaciones y localidades estudiadas. Para el objetivo 1 %O, %F y  $B_{est}$  se

utilizaron como descriptores de la dieta de *M. molossus*. Para el objetivo 2 se utilizó el Test de G de Independencia para comparar la frecuencia de ocurrencias (i.e. el conteo de ocurrencias) de los distintos ítems entre primavera, verano y otoño, y los intervalos de confianza de  $B_{est}$  para evaluar cambios en la amplitud de la dieta a lo largo del año. Los mismos análisis se utilizaron para comparar la dieta de *M. molossus* en las localidades de Paso Pache y paraje Colonia Sánchez (objetivo 3). Finalmente, para el objetivo 4, además de estos análisis se calculó  $C$  para comparar la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis* en Paso Pache. Para el cálculo del Test de G de independencia se utilizó una planilla de cálculo del software Excel (McDonald J.H., 2014).

### **3.9. Determinación de las posibles implicancias en el control de insectos nocivos y cultivos favorecidos**

Como complemento del objetivo 1 se consultó bibliografía para determinar, dentro de las familias consumidas, cuáles contenían especies de insectos de importancia agrícola y forestal, y los cultivos que pueden verse afectados por éstas. De esta forma se identifica el posible aporte que brinda *M. molossus* al control de especies potencialmente nocivas para la agricultura en Uruguay. Se calculó el  $\%O$  para determinar la importancia en la dieta de cada una de éstas familias. Se realizó el mismo procedimiento para la especie *E. furinalis*. Las familias que presentan especies de insectos de importancia agrícola y forestal fueron identificadas utilizando la Guía de insectos y ácaros de importancia agrícola y forestal en el Uruguay, y dentro de éstas, se identificaron las especies potencialmente dañinas y el tipo de cultivos que podrían verse afectados (Bentancour & Scatoni, 2010).

## 4. RESULTADOS

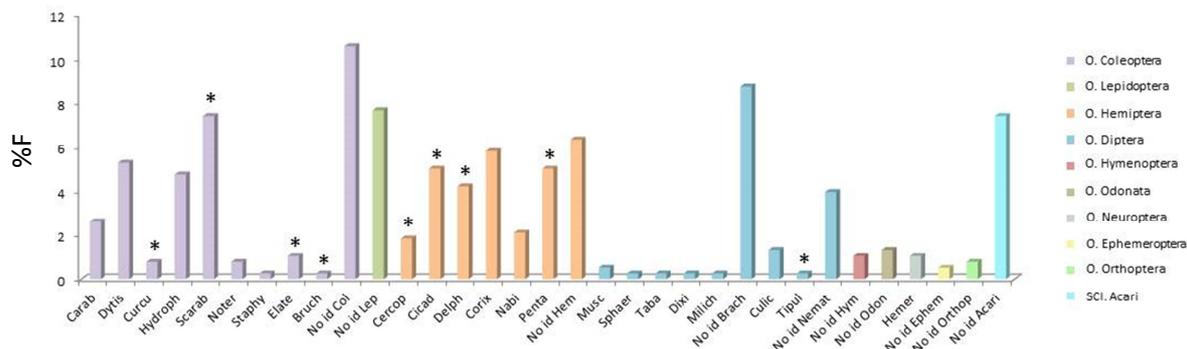
Se estudiaron un total de 61 muestras fecales, sumando más de 500 pellets disgregados y analizados en el laboratorio.

### 4.1. Descripción de la dieta de *M. molossus*

La dieta general de esta especie se estudió mediante el análisis de 46 muestras fecales, provenientes de varios departamentos como se muestra en la figura 2. Se identificaron 33 categorías diferentes de ítems consumidos (Fig. 3) correspondientes a nueve órdenes de la Clase Insecta y una subclase de Arachnida; de las cuales 23 se atribuyen a familias y las restantes 10 a ítems no identificados dentro de los órdenes correspondientes (ver Anexo 1, Tabla 7).

En términos generales *M. molossus* presentó una dieta variada, siendo Coleoptera, Hemiptera, Diptera y Lepidoptera los órdenes en los que se detectó el mayor consumo (ver Anexo 1, Tabla 8). Acari forma parte importante de la dieta, pero este ítem difiere de los demás por encontrarse presente en el propio cuerpo del murciélago y no ser consumido del hábitat que lo rodea. Además, se considera que estos ítems son consumidos accidentalmente durante el acicalamiento propio del individuo (López-Damián, 2011).

Con respecto a los cálculos de  $B_{est}$ , la proporción de ítems se desvía significativamente de lo esperado por azar ( $B_{est}$  esperado [r00]: 0,94 con un IC: 0,96-0,91) con una amplitud de nicho con valores intermedios ( $B_{est}$  observado: 0,50 con un IC: 0,50-0,49) que sugieren que ni existe una preferencia marcada por unos pocos ítems, ni que todos los ítems son consumidos de forma similar.



**Figura 3.** Se muestra la distribución de frecuencias relativas en % para las diferentes categorías consumidas por *M. molossus*. Los diferentes colores representan los órdenes a los que pertenecen las familias. Las mismas fueron abreviadas para una mejor visualización de la figura, por detalles ver Tabla 7 del Anexo 1. (\*) refiere a las familias que contienen especies que son consideradas de importancia agrícola o forestal por daños a cultivos.

En cuanto al consumo de insectos de importancia agrícola y forestal se observó que, de los nueve órdenes de insectos consumidos, seis contienen especies potencialmente nocivas. A su vez, en tres de estos órdenes se identificaron nueve familias que presentan especies potencialmente dañinas. De estas familias, Scarabaeidae, Cicadellidae y Pentatomidae son las más representadas en las muestras analizadas de la dieta de *M. molossus* (%O = 60,9; 41,3 y 41,3 respectivamente) (Ver Anexo 1, Fig. 10). En la sección 4.6 se amplía la información con respecto a este tema.

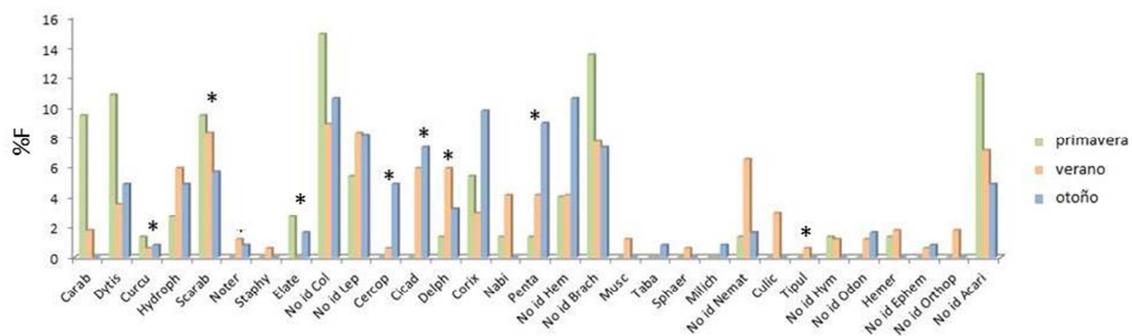
#### 4.2. Variación estacional en la dieta de *M. molossus*

Las muestras analizadas fueron aquellas utilizadas para la descripción general de la dieta de esta especie (Sección 4.1), con excepción de la única muestra perteneciente a la estación invernal. Las 45 muestras fueron agrupadas por estación: primavera (12 muestras), verano (19) y otoño (14). Se observaron cambios estacionales en la importancia de los diferentes ítems (Fig. 4). En términos generales la mayoría de los ítems pertenecientes a Coleoptera disminuyeron su presencia desde la primavera al otoño, al igual que los ítems del suborden Brachycera y Acari. Ocurrió lo contrario con los ítems de Hemiptera que aumentaron su importancia al igual que Lepidoptera. Se resaltó la disminución de

Acari desde la primavera al otoño. En términos particulares se destacó en primavera la importancia de las categorías Carabidae, Dytiscidae, Scarabaeidae, Coleoptera no identificados (No id Coleoptera), Brachycera no identificados y Acari no identificados. En verano aumentaron las categorías Lepidoptera no identificados, Delphacidae y Nematocera no identificados, en comparación con las otras dos estaciones. En otoño se resaltó la presencia de Lepidoptera no identificados, Cercopidae, Cicadellidae, Corixidae, Pentatomidae y Hemiptera no identificados (Fig. 4) (Anexo 2, Tabla 9).

Se observó un aumento en  $B_{est}$  con el pasaje de estación. *M. molossus* consumió sus presas de forma más desigual en la primavera tendiendo a homogeneizar el consumo entre ítems hacia el otoño (Fig. 5). La tabla 1 resume la cantidad de categorías encontradas en el total de la dieta por estación, así como el número de categorías más representadas en la dieta ( $\%O \geq 50\%$ ) y el número de familias con especies de importancia agrícola o forestal. Verano fue la estación donde se presentó la dieta más variada (28 categorías) y a su vez exhibió la mayor cantidad de categorías con un  $\%O$  mayor o igual al 50% (ver Anexo 2, Tabla 9). Verano y otoño fueron las estaciones donde se registraron más familias con especies de importancia agrícola o forestal. Otoño apareció como la estación con más familias que incluyen especies de importancia agrícola o forestal con un alto  $\%O$ , mientras que en verano solo dos familias presentaron un alto  $\%O$  (Scarabaeidae y Delphacidae).

Se detectaron diferencias significativas entre todas las estaciones comparando la frecuencia de ocurrencia (en números absolutos) de los distintos ítems en el total de muestras analizadas (Tabla 2).



**Figura 4.** Distribución de % de ocurrencias para las diferentes categorías consumidas por *M. molossus* discriminadas por estación. Las mismas fueron abreviadas para una mejor visualización de la figura, por detalles ver Tabla 9 del Anexo 2. (\*) refiere a las familias que contienen especies que son consideradas de importancia agrícola o forestal por potenciales daños a cultivos.

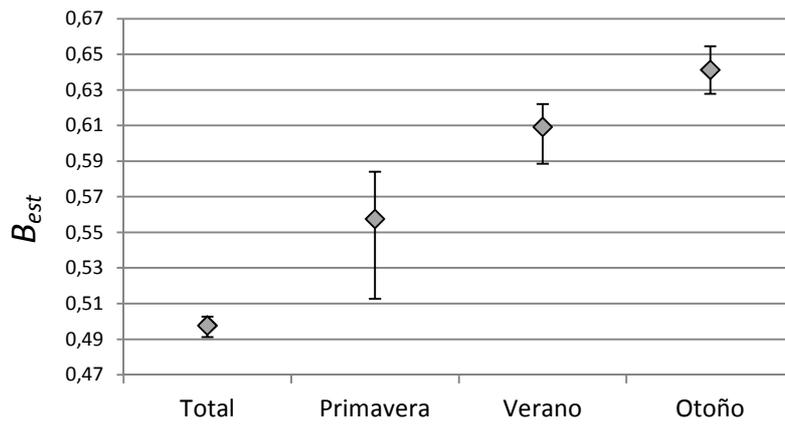
**Tabla 1.** Categorías encontradas en el total de la dieta de *M. molossus* para las diferentes estaciones estudiadas. Se muestra el número de categorías que se encontraron en el 50% o más de las muestras analizadas en el total y por estación, a su vez se observa el número de familias que contienen especies de importancia agrícola o forestal consumidas por estación y en el total de la dieta.

	<b>Total</b>	<b>Primavera</b>	<b>Verano</b>	<b>Otoño</b>
<b>Nº de categorías</b>	33	18	28	21
<b>Categ. %O ≥ 50</b>	6	6*	9**	8***
<b>Flias. con spp. nocivas</b>	9	5	7	7

\*Coleoptera No id; Brachycera No id; Acari; Dytiscidae; Scarabaeidae y Carabidae.

\*\*Coleoptera No id; Scarabaeidae; Lepidoptera No id; Brachycera No id; Acari; Nematocera No id; Cicadellidae; Delphacidae e Hydrophilidae.

\*\*\*Coleoptera No id; Hemiptera No id; Corixidae; Pentatomidae; Lepidoptera No id; Cicadellidae; Brachycera No id y Scarabaeidae.



**Figura 5.** Amplitudes de nicho estandarizadas calculadas por estación y sus respectivos intervalos de confianzas (IC 95%).

**Tabla 2.** Resultados del Test de G de independencia (P) primavera; (V) verano y (O) otoño.

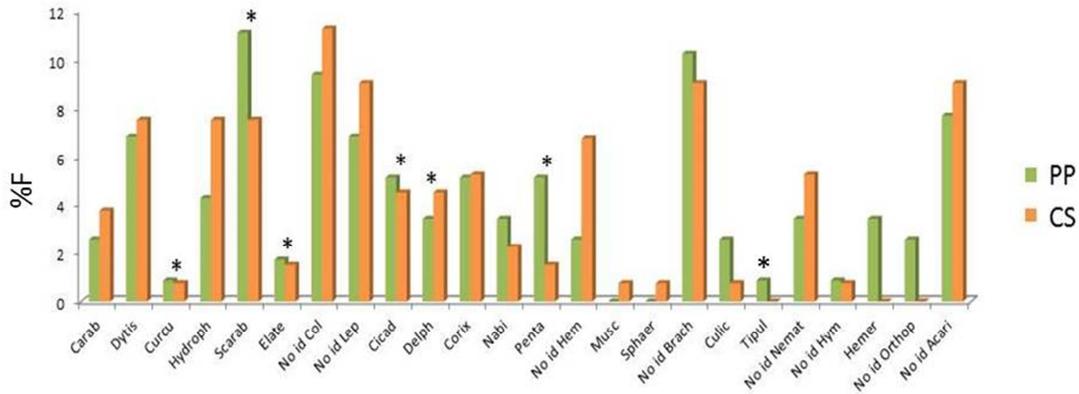
	<b>P vs V</b>	<b>P vs O</b>	<b>V vs O</b>
<b>G</b>	53,85	70,28	63,62
<b>p-valor</b>	<b>0,0023</b>	<b>&lt; 0,0001</b>	<b>0,0003</b>

#### 4.3. Variaciones locales en la dieta de *M. molossus*

Para evaluar diferencias en la dieta en diferentes localidades se estudiaron dos sitios: localidad de Paso Pache (PP) y paraje Colonia Sánchez (CS), ambos en el departamento de Florida. Se analizaron un total de 31 muestras fecales (16 de PP y 15 de CS).

No se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de ocurrencia (en números absolutos) de los distintos ítems de la dieta entre las dos localidades (G: 25,24; p-valor: 0,338). En Paso Pache se registró mayor riqueza en cuanto al número de órdenes (PP:7, CS:5) pero la cantidad de categorías identificadas fue similar (Fig. 6 y Tabla 3). Hubo cinco categorías que no fueron compartidas (Fig. 6). Las principales diferencias entre localidades se observaron en las categorías Hydrophilidae, Scarabaeidae, Lepidoptera no identificados, Pentatomidae, Hemerobiidae y Orthoptera no identificados. La composición de la dieta en ambas

localidades se separa de lo esperado por azar (PP  $B_{est}$  esp. [r00]:0,89 con un IC: 0,94-0,82 y  $B_{est}$  obs.: 0,69 con un IC: 0,71-0,66; CS  $B_{est}$  esp. [r00]: 0,92 con un IC: 0,96-0,87 y  $B_{est}$  obs.: 0,65 con un IC: 0,66-0,64)



**Figura 6.** Distribución de frecuencias relativas (%F) para las diferentes categorías consumidas por *M. molossus* en las localidades de Paso Pache (PP) y Colonia Sánchez (CS). Las mismas fueron abreviadas para una mejor visualización de la figura, por detalles ver Tabla 11 del Anexo 3. (\*) refiere a las familias que contienen especies que son consideradas de importancia agrícola o forestal por potenciales daños a cultivos.

Con respecto al consumo de familias que presentan especies de importancia agrícola o forestal, en ambas poblaciones aparecieron en baja proporción en la dieta (<40% de las muestras), salvo Scarabaeidae que se encontró en un alto porcentaje de las muestras analizadas (PP: 81% y CS: 66,7%), y Cicadellidae y Delphacidae que se registraron en el 40% de las muestras en Colonia Sánchez. Tipulidae fue la única familia de interés que no fue compartida en la dieta de ambas localidades (Tabla 3). Las familias Scarabaeidae y Pentatomidae aparecieron con mayor frecuencia en las muestras de Paso Pache y ocurrió lo contrario para Delphacidae (Ver Anexo 3, Tabla 11).

**Tabla 3.** Categorías encontradas en la dieta de *M. molossus* en las localidades de PP y CS. Se muestra el número de categorías que se encontraron en el 50% o más de las muestras analizadas, a su vez se observa el número de familias con especies de importancia agrícola o forestal consumidas por localidad.

	Paso Pache	Colonia Sánchez
<b>N° de categorías</b>	22	21
<b>Categ. %0 ≥ 50</b>	6*	8**
<b>Flias. con spp. nocivas</b>	7	6

\*Scarabaeidae, Coleoptera No id; Brachycera No id; Acari No id; Dytiscidae y Lepidoptera No id.

\*\*Coleoptera No id; Lepidoptera No id; Brachycera No id; Acari No id; Scarabaeidae; Hydrophilidae, Dytiscidae y Hemiptera No id.

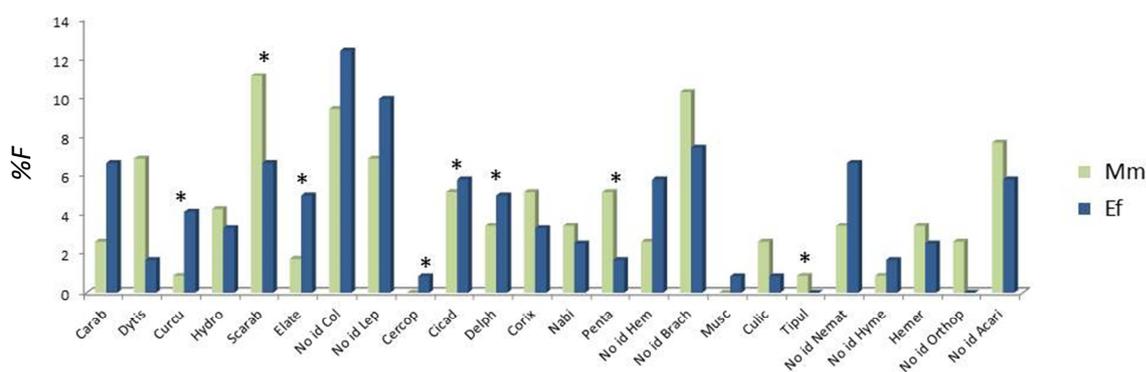
#### 4.4. Diferencias en la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis* en Paso Pache

Para comparar la dieta y su variación estacional entre *M. molossus* (*Mm*) y *E. furinalis* (*Ef*), se analizaron 16 y 15 muestras respectivamente, provenientes de la localidad Paso Pache en primavera y verano. En ambas especies se identificaron 22 categorías de ítems diferentes, siendo cuatro de ellas no compartidas (Fig. 7). *M. molossus* presentó siete órdenes de Insecta y una subclase Arachnida (Subcl. Acari). En la dieta de *E. furinalis* se registraron los mismos grupos con excepción de Orthoptera.

No se encontraron diferencias significativas entre las dietas de estas especies ( $G: 30,54$ ;  $p$ -valor:  $0,135$ ). Las diferencias más notorias se observaron en la mayoría de las familias de Coleoptera, en el consumo de Lepidoptera, en la familia Pentatomidae y en el suborden Nematocera (Fig. 7). Con respecto a la amplitud de nicho, ambas especies mostraron un  $B_{est}$  menor al esperado por azar ( $Mm B_{est}$  esp:  $0,89$  con un IC:  $0,94-0,82$ ;  $Ef B_{est}$  esp:  $0,90$  con un IC:  $0,94-0,84$ ) y similar entre ellos mostrando cierta “preferencia” por algunos grupos. *M. molossus* en Paso Pache consumió las presas de forma más homogénea ( $B_{est}$  obs:  $0,69$  con un IC:  $0,71-0,66$ ) que cuando se considera la dieta total (ver Fig. 5) y lo hizo de forma similar a *E. furinalis* ( $B_{est}$  obs:  $0,68$  con un IC:  $0,70-0,66$ ). De hecho, el solapamiento de nicho observado fue elevado ( $C=0,86$ ).

En cuanto al consumo de insectos potencialmente nocivos se observó que *E. furinalis* también se alimentó de familias que presentan este tipo de insectos. De las

22 categorías detectadas en su dieta, siete presentaron especies potencialmente nocivas (Fig. 7). Las familias Curculionidae y Elateridae ocurrieron claramente más en la dieta de *E. furinalis* que en la de *M. molossus*, y sucedió lo contrario con Scarabaeidae y Pentatomidae (ver Anexo 4, Fig. 11).



**Figura 7.** Distribución de frecuencias relativas (%F) para las diferentes categorías consumidas por *M. molossus* y *E. furinalis* en la localidad de Paso Pache. Las mismas fueron abreviadas para una mejor visualización de la figura, por detalles ver Tabla 12 del Anexo 4. (\*) refiere a las familias que contienen especies que son consideradas de importancia agrícola o forestal por potenciales daños a cultivos.

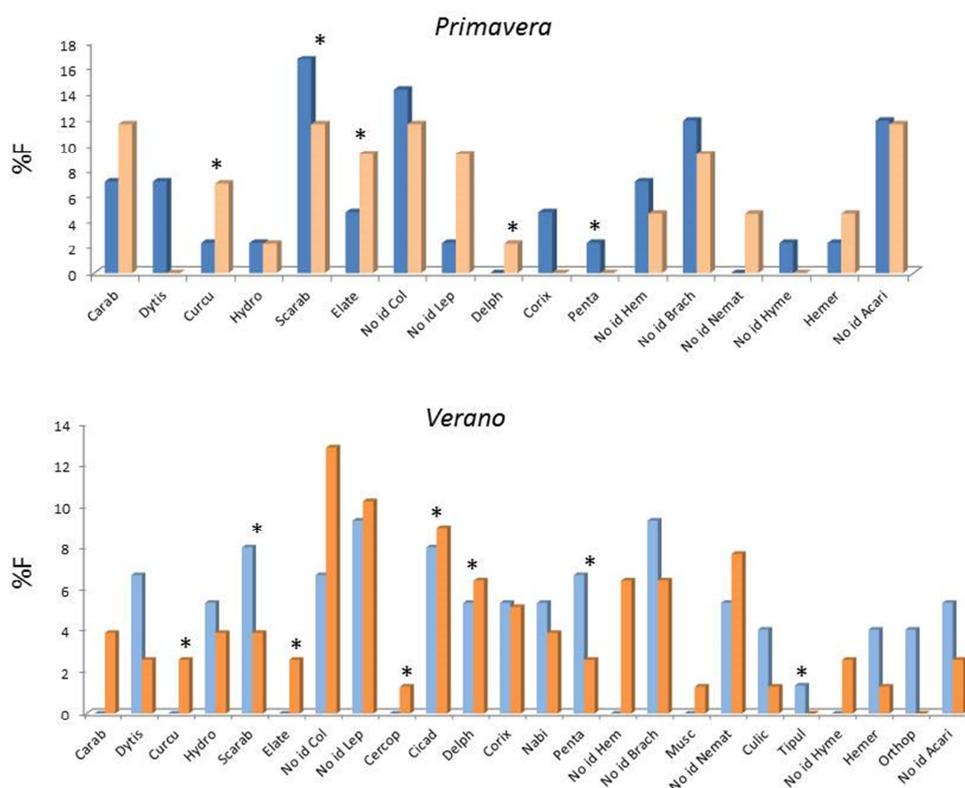
#### 4.5. Diferencias estacionales en la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis*

Para el estudio de la variación temporal en la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis* se analizaron siete y cinco muestras de primavera respectivamente, y nueve y 10 muestras de verano. A pesar de que no se encontraron diferencias significativas entre la dieta general de ambas especies (G: 30,54; p-valor: 0,135) sí se presentaron diferencias cuando la comparación se realizó a nivel de estación (Tabla 4). En ambas especies se pudo constatar una variación en el consumo de la mayoría de los ítems entre primavera y verano, siendo significativas estas diferencias. A su vez, se observaron variaciones entre especies dentro de una misma estación (Fig. 8), siendo significativa la diferencia entre dietas en verano. Ambas especies consumieron un mayor número de categorías en verano (Tabla 5). *M. molossus* en primavera se alimentó principalmente de los órdenes Coleoptera y Diptera (ver Anexo 5, Fig. 12). Dentro de estos, de la familia Scarabaeidae y del

suborden Brachycera. En el verano el consumo sobre estos órdenes disminuyó y aumentó el consumo de Lepidoptera y de Hemiptera. Se destacó la disminución de Scarabaeidae, la que en primavera presentó el doble de importancia que en verano. *E. furinalis* durante la primavera se alimentó mayoritariamente del O. Coleoptera y dentro de éste de las familias Carabidae y Scarabaeidae (presentes en el 100% de las muestras analizadas). Sin embargo durante el verano estas familias disminuyeron sustancialmente su presencia en la dieta (30%) y aumentó el consumo de varias familias de Hemiptera (Fig. 8) aunque siguió predominando Coleoptera en la dieta (ver Anexo 5, Fig. 12).

El solapamiento de nicho (*C*) en ambas estaciones fue alto (verano: 0,82; primavera: 0,84). Por otro lado, si bien las especies compartieron la mayoría de los ítems en su dieta general, los resultados de amplitud de nicho sugieren que mientras *M. molossus* mostró un consumo más homogéneo de los distintos ítems de la dieta en verano, *E. furinalis* lo hizo en primavera (Fig. 9).

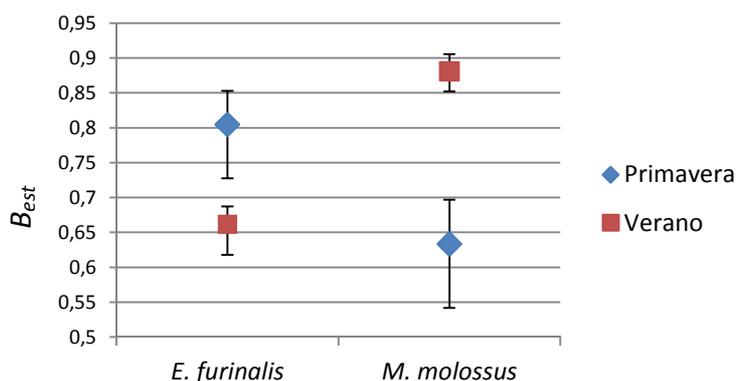
Los ítems pertenecientes a familias que contienen especies de importancia agrícola o forestal fueron consumidos de forma desigual entre estaciones. Tanto *M. molossus* como *E. furinalis* en primavera se alimentaron principalmente de ítems de Coleoptera y durante el verano consumieron mayoritariamente organismos de las familias que presentan especies potencialmente nocivas de Hemiptera (Fig. 8), pasando de valores de %O de cero a 70% como es el caso de Cicadellidae en la dieta de *E. furinalis* y de Pentatomidae en *M. molossus* que pasó de 14 a 55% de las muestras analizadas (ver Anexo 5, Tabla 14).



**Figura 8.** Distribución frecuencias relativas (%F) para las diferentes categorías consumidas en primavera (*M. molossus*: azul y *E. furinalis*: salmón) y verano (*M. molossus*: celeste y *E. furinalis*: anaranjado). (\*) refiere a las familias que contienen especies que son consideradas de importancia agrícola o forestal por potenciales daños a cultivos.

**Tabla 4.** Resultados del Test de G de independencia (p-valores). (Ef V): *E. furinalis* verano; (Ef P): *E. furinalis* primavera; (Mm V): *M. molossus* verano y (Mm P): *M. molossus* primavera.

	Ef V		Mm P	
	G	p-valor	G	p-valor
<b>Ef P</b>	35,72	0,024	19,09	0,264
<b>Mm V</b>	37,09	0,032	51,83	< 0,001



**Figura 9.** Amplitudes de nicho estandarizadas ( $B_{est}$ ) y sus respectivos intervalos de confianzas (IC 95%) para la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis* en primavera y verano.

**Tabla 5.** Categorías encontradas en la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis* discriminadas por estación. Se muestra el número de categorías que se encontraron en el 50% o más de las muestras analizadas y el número de familias con especies de importancia agrícola o forestal consumidas por estación (P) primavera y (V) verano.

	<i>M. molossus</i>		<i>E. furinalis</i>	
	P	V	P	V
<b>Nº de categorías</b>	15	17	13	22
<b>Categ. %0 ≥50</b>	4	7	8	7
<b>Flias. con spp. nocivas</b>	4	5	4	7

#### 4.6. Potenciales implicancias en el consumo de familias de insectos que presentan especies consideradas de importancia económica

A continuación se brinda una breve descripción de los efectos causados sobre cultivos por algunas de las especies que se encuentran dentro de las familias presentes en la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis*, así como también la representación de estas familias en el total de muestras analizadas para ambas especies. Dichas descripciones están basadas en la Guía de insectos y ácaros de importancia agrícola y forestal en el Uruguay de Bentancourt & Scatoni (2010). En la Tabla 6 se muestran estas familias y se listan las especies que pueden ser nocivas dentro de estas familias, así como los cultivos que se verían beneficiados por el consumo de estas especies. Es importante aclarar que las familias de

insectos por si mismas no son consideradas de importancia agrícola y forestal, sino que algunas especies dentro de éstas son las que pueden representar problemas económicos en alguna parte de su ciclo de vida.

**Orden Hemiptera.** Es uno de los órdenes de insectos más importante en cuanto a la gravedad del daño que producen en cultivos y al número de especies perjudiciales que presenta. Exhiben dos categorías de daños: daños directos (deformación de hojas, caída prematura de flores, marchitamiento) provocados por la introducción del aparato bucal en los tejidos así como por la succión de savia en los diferentes órganos de la planta; y daños indirectos vinculados al traspaso de distintos tipos de virus de una planta a otra al alimentarse (Bentancourt & Scatoni, 2010).

**Familia Delphacidae.** Esta familia es consumida tanto por *M. molossus* como por *E. furinalis* estando presente en el 35% y 40% de las muestras analizadas respectivamente. La importancia económica de los delfácidos está relacionada con la transmisión de virus en gramíneas cultivadas. *Delphacodes kuscheli* causa daños indirectos por ser vector del virus que provoca la enfermedad “Mal de Río Cuarto” que afecta de forma importante al cultivo de maíz en Argentina (Marino *et al.*, 2000). Existen otras tres especies asociadas al maíz y otras gramíneas (avena, sorgo, trigo, etc.). Estas son: *Delphacodes haywardi*, *Delphacodes elongatus* y *Toya propinqua*, esta última es también un posible vector causante de la enfermedad del maíz “Mal de Río Cuarto” (Bentancourt & Scatoni, 2010). A pesar de encontrarse el vector de esta enfermedad en el país, ésta no representa un problema actualmente (Castiglioni com. pers.).

**Familia Cercopidae.** Es consumida por ambas especies de murciélagos pero en baja proporción, habiendo aparecido en el 15% de las muestras de *M. molossus* y en el 7% de las muestras analizadas de *E. furinalis*. Las ninfas de estos hemípteros viven cubiertas de espuma que producen con el líquido expulsado por el ano en combinación con el aire que proviene del sifón abdominal. *Cephus siccifolius* es la especie que puede revestir alguna importancia a nivel económico, aunque de escasa preocupación dado que los árboles resisten bien su presencia. Los perjuicios están más bien asociados a molestias a la sociedad cuando se

encuentran en espacios verdes como plazas. Se hospeda en acacias, ceibos, algarrobos, timbó, tipas, olmos y lapachillo (Bentancourt & Scatoni, 2010).

**Familia Cicadellidae.** Tanto *M. molossus* como *E. furinalis* consumen ítems pertenecientes a esta familia, habiéndose encontrado en el 41% y 47% de las muestras analizadas respectivamente. La mayoría de las especies pertenecientes a esta familia están asociadas a plantas herbáceas produciendo manchas amarillentas y deformaciones en las hojas, necrosis en los tejidos y pérdida de vigor. De todas formas, al igual que la Fam. Delphacidae los mayores perjuicios recaen sobre la transmisión de enfermedades. En Uruguay se destacan las especies *Agalliana ensigera* y *Empoasca curveola*. La primera de estas se hospeda en la remolacha azucarera, papa y tomate, y es considerada un importante vector de la enfermedad conocida como “curly top” de la remolacha (Bentancourt & Scatoni, 2010). *E. curveola* se hospeda en la alfalfa, berenjena, girasol, papa y remolacha. Provoca daños físicos en las plantas al succionar la savia de las hojas que empiezan por quedarse amarillentas hasta secarse. Esto también ocurre en los cultivos de boniato, provocado por una especie del género *Empoasca*, probablemente *E. fabalis* (Bentancourt & Scatoni, 2010). También se conoce que varios géneros y especies indeterminados de esta familia atacan al maíz y al sorgo (Marino *et al.*, 2006; Díaz Rossello, 2001).

**Familia Pentatomidae.** Es consumida en mayor medida por *M. molossus*, estando presente en el 41% de las muestras analizadas. En cambio solo fue registrada en el 13% de las muestras de *E. furinalis*. Esta familia está representada por numerosas especies en Uruguay, en su mayoría depredadoras y por ende beneficiosas (Scatoni com. pers.). A su vez, esta familia presenta algunas especies consideradas como plagas secundarias y en menor medida como plagas primarias. En la Guía de insectos y ácaros de importancia agrícola y forestal en Uruguay (Bentancourt & Scatoni, 2010) se mencionan nueve especies que serían perjudiciales en cierta medida para cultivos como la soja, el trigo, maíz, girasol, arroz, avena, papa, alfalfa y lotus, entre otros. La mayoría de estas especies no provocan daños de gran envergadura, pero algunas de ellas como *Dichelops furcatus* (chinche marrón de la soja), *Nezara viridula* (chinche verde) y *Piezodorus guildinii* (chinche verde pequeña de la soja) pueden afectar en mayor medida sus hospederos. La primera

provoca daños mayores cuando ataca la semilla de la soja. *N. viridula* en general se comporta como plaga secundaria pero en ocasiones puede provocar grandes perjuicios. En cambio *P. guildinii* es la principal chinche de las leguminosas (semilleros de forrajeras y en soja) siendo muy difícil su control ya que presentan resistencia a insecticidas potentes como el endosulfán (Castiglioni *et al.*, 2008).

**Orden Coleoptera.** Es uno de los órdenes que genera mayor perjuicio económico debido a los daños que provoca tanto en la agricultura como en la forestación. Existen especies plagas autóctonas, pero la mayoría de las plagas más perjudiciales son exóticas (Bentancourt & Scatoni, 2010).

**Familia Curculionidae.** Esta familia estuvo más representada en la dieta de *E. furinalis* (presente en el 33% de las muestras analizadas) que en la de *M. molossus* (6,5%). Es la familia más numerosa dentro de los insectos, tienen en su mayoría hábitos fitófagos y en cuanto a perjuicios económicos es una de las familias más importante del orden por presentar especies que provocan daños de gran magnitud. Para Uruguay se mencionan unas 23 especies con implicancias en daños a cultivos, donde se destacan *Gonipterus gibberus* y *G. scutellatus* por ser capaces de atacar severamente a eucaliptos; *Lissorhoptrus bosqui* y *Oryzophagus oryzae* por afectar cultivos de arroz y *S. oryzae* por ser una de las principales plagas que causan daños en granos almacenados lo cual demanda medidas de prevención y control en nuestro país (Bentancourt & Scatoni, 2010).

**Familia Scarabaeidae.** Ocurre en un 61% de las muestras analizadas de *M. molossus* y en el 53% de las muestras de *E. furinalis*. En esta familia existen especies que se alimentan de hongos y materia orgánica en descomposición y especies que son fitófagas (Bentancourt, 2008). Las larvas son conocidas como isocas y las de las especies fitófagas generalmente viven en el suelo alimentándose de raíces. Como se menciona tienen una alimentación variada, habiendo varias especies fitófagas en nuestro país que pueden dañar cultivos y praderas. Siete especies son nombradas por Bentancourt & Scatoni (2010), las cuales pueden provocar daños en su mayoría a cultivos de cereales y pasturas. Las más notorias son *Diloboderus abderus* (bicho torito) por los daños que pueden causar sus larvas al alimentarse de raíces de gramíneas, los adultos y larvas de *Dyscinetus gagates*

(disineto) ya que pueden provocar daños en plantines de *Eucalyptu ssp.* (Baldini *et al.* 2006, manual FAO) y los adultos de *Eutheola humilis* (escarabajo negro del arroz) por el gran tamaño poblacional que han presentado los últimos años en el este del país destruyendo un gran número de plantas de arroz (Bentancourt & Scatoni, 2010).

**Familia Elateridae.** Esta familia fue registrada en el 9% de las muestras analizadas de *M. molossus* y en el 40% de las muestras de *E. furinalis*. Los adultos son de hábitos fitófagos y algunas larvas también, alimentándose de semillas, raíces y tubérculos lo cual las hace perjudiciales para los cultivos. Los daños que provocan son en general en cereales, pasturas y hortalizas. *Aeolus pyroblaptus* y especies del género *Conoderus* son consideradas perjudiciales para cereales y pasturas. Las larvas de *Conoderus spp* dañan las raíces de girasol, maíz, tomates, sorgo y zanahorias, entre otras, a su vez puede producir daños en los cultivos de papa (Bentancourt & Scatoni, 2010). Cabe señalar que los ítems de elatéridos encontrados en la dieta de ambas especies probablemente pertenezcan a este género ya que las extremidades encontradas presentaban el cuarto segmento del tarso lobulado, una de las características que define este género (Bentancourt & Scatoni, 2010).

**Familia Bruchidae.** Esta familia solo estuvo presente en la única muestra de invierno de *M. molossus* y por ende se encuentra en muy baja proporción de las muestras analizadas (2%). Las larvas de los brúquidos se alimentan de semillas de Leguminosae y Palmaceae. Se destacan cuatro especies que provocan daños principalmente en garbanzos, porotos, arvejas y habas. Las larvas de *Bruchus pisorum* se desarrollan exclusivamente sobre arvejas por lo que es considerada muy perjudicial, al igual que *Acanthoscelides obtectus* que ataca las semillas de poroto (Bentancourt & Scatoni, 2010).

**Orden Diptera.** Este orden tiene representantes que por transmitir enfermedades pueden afectar tanto la salud humana como la de animales domésticos, así como larvas de hábitos fitófagos que pueden causar daños en algunos cultivos.

**Familia Tipulidae.** Esta familia estuvo presente en la dieta de *M. molossus* aunque en muy baja proporción (2% de las muestras analizadas). Bentancourt & Scatoni (2010) no mencionan ninguna especie en particular como perjudicial en nuestro país, pero aclaran que larvas de algunas especies atacan raíces y el cuello de la planta dañando de esta manera los cultivos (no se aclara qué tipo de cultivos).

**Tabla 6.** Familias que contienen especies de interés agrícola o forestal, consumidas por las especies de murciélagos en estudio. Se listan las especies dentro de estas familias (se excluyen las especies no voladoras) consideradas de importancia agrícola o forestal. En el apartado Hospedero se muestran los cultivos que pueden verse afectados por estas especies. Los datos fueron tomados de la Guía de insectos y ácaros de importancia agrícola y forestal en el Uruguay de Bentancourt & Scatoni (2010).

Orden	Familia	Especie	Hospedero
Hemiptera	Delphacidae	<i>Delphacodes kuscheli</i>	Avena, cebadilla, maíz, moha, sorgo, trigo, <i>Cynodon dactylon</i> y otras gramíneas cultivadas y silvestres
		<i>D. haywardi</i>	Maíz y otras gramíneas
		<i>D. elongatus</i>	Maíz y otras gramíneas
		<i>Toya propinqua</i>	<i>C. dactylon</i> , avena, maíz y trigo
	Cercopidae	<i>Cephisus siccifolius</i>	Acacias, algarrobo, ceibo, eucaliptos, lapachillo, olmos, timbó y tipa
	Cicadellidae	<i>Agalliana ensigera</i>	Remolacha azucarera, papa y tomate
		<i>Empoasca curveola</i>	Alfalfa, berenjena, girasol, papa y remolacha
		<i>Empoasca sp. (prob. fabalis)</i>	Boniato
	Pentatomidae	<i>Arvelius albopunctatus</i>	Solanáceas cultivadas y silvestres, girasol y soja
		<i>Chinavia armigera</i>	Soja y trigo
		<i>Dichelops furcatus</i>	Acelga, alfalfa, algodón, girasol, maíz, papa, poroto, soja y tréboles
		<i>Edessa meditabunda</i>	Acelga, alfalfa, berenjena, girasol, papa, poroto, soja, tabaco y tomate
		<i>Mormidea quinqueluteum</i>	Arroz, soja y trigo
		<i>Nezara viridula</i>	Alfalfa, algodón, arroz, arveja, berenjena, brócoli, coliflor, espinaca, girasol, haba, lechuga, lotus, maíz, melón, papa,

			pimiento, poroto, soja, tabaco, tomate, tréboles y zapallo
		<i>Oebalus poecilus</i>	Arroz, avena, cebada y gramíneas silvestres
		<i>Piezodorus guildinii</i>	Alfalfa, arroz, lotus, maíz, pimiento, poroto, soja, tomate y trébol blanco
		<i>Tibraca limbativentris</i>	Arroz, ciperáceas y gramíneas silvestres
Coleoptera	Scarabaeidae	<i>Chalepides barbatus</i>	Cereales y pasturas
		<i>Cyclocephala signaticollis</i>	Campo natural y praderas, alfalfa, cebada, girasol, maíz, papa, sorgo, trigo y zanahoria
		<i>Diloboderus abderus</i>	Campo natural, praderas, cereales de invierno y eucaliptos
		<i>Dyscinetus gagates</i>	Cereales y pasturas, ocasionalmente eucaliptos
		<i>Eutheola humilis</i>	Arroz, maíz y sorgo
		<i>Lygirus burmeisteri</i>	Girasol
		<i>Philoscaptus bonariensis</i>	Gramíneas
	Elateridae	<i>Aeolus pyroblaptus</i>	Cereales y pasturas
		<i>Conoderus spp.</i>	Pasturas, cereales, cultivos industriales y cultivos hortícolas
	Bruchidae	<i>Acanthoscelides obtectus</i>	Garbanzo, habas y poroto
		<i>Bruchus pisorum</i>	Exclusivamente sobre arveja
		<i>B. rufimanus</i>	Habas
		<i>Callosobruchus chinensis</i>	Caupí, garbanzo, haba, lenteja, poroto y soja
	Curculionidae	<i>Acrotomopus attropunctellus</i>	Caña de azúcar
		<i>Conotrachelus sp.</i>	Apio
		<i>Faustinu scubae</i>	Tomate
		<i>Gonipterus gibberus</i>	Eucaliptos
		<i>G. scutellatus</i>	Eucaliptos
		<i>Lissorhoptrus bosqi</i>	Arroz
		<i>Listroderes apicalis</i>	Remolacha y trigo
		<i>L. costirostris</i>	Frutilla, papa, tomate, zanahoria y crucíferas
		<i>L. fragariae</i>	Frutilla
		<i>Listronotus bonariensis</i>	Trigo, maíz, raigrás y otras gramíneas
<i>L. dauci</i>		Zanahoria	
<i>Oryzophagus oryzae</i>		Arroz, camalotes, gramilla brava	
<i>Phyrdenus muriceus</i>	Berenjena, papa, tomate, revienta-caballo y otras solanáceas		

		<i>Pissodes castaneus</i>	Pinos
		<i>Sitophilus oryzae</i>	Granos almacenados, arroz, maíz, trigo, cebada, avena

En la dieta de ambas especies, además de las familias que contienen especies identificadas como de importancia agrícola o forestal, se encontraron órdenes de insectos que presentan familias con especies de importancia agrícola o forestal los cuales no se logró su identificación (No id) más allá del orden al que pertenecen. Estos ítems pertenecen a los órdenes de Lepidoptera, Coleoptera, Hemiptera, Orthoptera, Diptera e Hymenoptera. Estos ítems no identificados pueden pertenecer a las familias ya identificadas dentro de cada orden o a nuevas familias por identificar.

En el orden Lepidoptera los causantes de daños a cultivos son las larvas, ocasionando perjuicios en casi la totalidad de los cultivos. En Uruguay se encuentran entre las peores plagas y hacia las cuales se enfocan la mayor parte de los esfuerzos de control (Bentancourt & Scatoni, 2010). Existen más de 70 especies (dentro de 19 familias) en Uruguay las cuales son consideradas de importancia agrícola o forestal por los daños que provocan sobre cultivos (Bentancourt & Scatoni, 2010). Este orden aparece en un 63% del total de muestras analizadas para *M. molossus* y es consumido principalmente en verano y otoño (%O= 73,7% y 71,4% respectivamente). En *E. furinalis* aparece en el 80% del total de las muestras analizadas, con igual porcentaje en primavera y verano (%O = 80%).

El orden Coleoptera también presentó ítems no identificados dentro de las dietas de ambas especies. En Uruguay el orden presenta más de 90 especies (dentro de 22 familias) de importancia agrícola y forestal (Bentancourt & Scatoni, 2010). En la dieta de *M. molossus* se encontraron ítems no identificados dentro de este orden en el 87% de las muestras analizadas y en el 100% de las muestras de *E. furinalis*.

El orden Hemiptera presenta 96 especies (dentro de 21 familias) que causan perjuicios económicos en nuestro país (Bentancourt & Scatoni, 2010). Se presentaron ítems no identificados de este orden en el 52% de las muestras analizadas de *M. molossus* y en el 47% de las muestras de *E. furinalis*.

El orden Orthoptera solo estuvo presente en la dieta de *M. molossus* y en un muy bajo porcentaje del total de muestras analizadas (6,5%). A su vez la importancia que tienen en cuanto a perjuicios en nuestro país es escasa. Presenta algo más de 10 especies (dentro de cinco familias) de importancia agrícola en Uruguay (Bentancourt & Scatoni, 2010).

El orden Diptera se divide en el suborden Nematocera y suborden Brachycera. En ambos subórdenes se registraron ítems no identificados en la dieta de ambas especies. Nematocera presenta dos familias que contienen especies de importancia agrícola y Brachycera presenta aproximadamente 10 especies potencialmente perjudiciales que pertenecen a ocho familias (Bentancourt & Scatoni, 2010). Casi el 72% de las muestras de *M. molossus* presentaron ítems no identificados de Brachycera y Nematocera presentó casi un 33%. En cuanto a *E. furinalis* el 60% de las muestras analizadas presentaron ítems no identificados de Brachycera y en un 53% de las muestras se registraron ítems no identificados de Nematocera.

Ítems no identificados del orden Hymenoptera se presentaron en bajo porcentaje en la dieta de ambas especies. En *M. molossus* está presente en el 8,6% de las muestras analizadas y en *E. furinalis* en el 13%. Este orden presenta aproximadamente unas 19 especies (dentro de seis familias) de interés agrícola (Bentancourt & Scatoni, 2010).

## 5. DISCUSIÓN

Esta tesis contribuye al conocimiento de la dieta de *M. molossus*, determinando en particular cómo esta varía según de la estación del año y la localidad, y cómo se solapa con la dieta de otra especie insectívora simpátrica, *E. furinalis*. Los resultados obtenidos muestran que la dieta de *M. molossus* es amplia y que existen diferencias marcadas entre estaciones, pero no entre localidades cercanas, aunque estas estén rodeadas de contextos rurales diferentes, o de la dieta de un posible competidor como *E. furinalis* en una de esas localidades.

### 5.1. Descripción de la dieta de *M. molossus*

La especie *M. molossus* se considera especialista en comer insectos y caza sus presas en vuelo utilizando el ultrasonido para ubicarlas. Debido a su morfología alar (angostas y largas) y consideraciones comportamentales se sugiere que esta especie es un insectívoro aéreo que vuela rápido y alto (Ramírez-Chávez *et al.*, 2008; Willig *et al.*, 1993), que utiliza las primeras horas de la noche para alimentarse, lo que probablemente coincide con el período de mayor actividad de insectos (Sampedro Marín *et al.*, 2007). Freeman (1981) sugiere que los molósidos que consumen insectos de cuerpo duro pueden ser distinguidos de aquellos que se alimentan de insectos de cuerpo blando a través de la morfología mandibular y dental. *M. molossus*, dada su robustez craneal, entraría dentro de los molósidos que pueden alimentarse de insectos de cuerpo duro (Freeman, 1981), lo cual es corroborado en esta tesis, ya que su principal fuente de alimento son los coleópteros.

En este estudio se muestra a *M. molossus* como una especie que presenta una dieta muy variada. Fueron identificados 33 categorías de presas asignables a nueve órdenes y 23 familias de insectos y una subclase de Arachnida. Si se compara con trabajos anteriores (Howell & Burch, 1974; Ramírez-Chávez *et al.*, 2008; Vázquez-Mota, 2011; Willig *et al.*, 1993) se estaría ampliando considerablemente el número de órdenes y familias de insectos reportados en su dieta. Willig y colaboradores (1993) quienes estudian el solapamiento en la dieta en murciélagos frugívoros e insectívoros, identificaron cinco órdenes de insectos (Isoptera, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera e Hymenoptera) y 12 familias analizando 31 estómagos

con contenido de *M. molossus*, siendo el trabajo que identificó más familias en su dieta. En cambio en esta tesis se reportan 23 familias (sin considerar un conjunto de ítems asignados a órdenes para las que no fue posible asignar una familia), en base a 46 muestras de fecas.

En esta tesis los órdenes que revistieron mayor importancia en la dieta de *M. molossus* fueron Coleoptera, Hemiptera, Diptera y Lepidoptera y la subclase Acari (ver Anexo 1, Tabla 8). El que el O. Coleoptera sea el más importante en la dieta coincide con los demás trabajos revisados sobre esta especie. Sin embargo, el segundo orden en importancia varió según el estudio, siendo en algunos casos Lepidoptera (Ramírez-Chávez *et al.*, 2008; Vázquez-Mota, 2011), Diptera (Howell & Burch, 1974) o Hymenoptera (Willig *et al.*, 1993).

Si bien Acari aparenta tener importancia en la dieta de *M. molossus*, López-Damián (2009) sugiere que la presencia de ácaros en la dieta puede deberse a la ingestión durante el acicalamiento diario de los murciélagos o a que se adhirieron a los pellets fecales al estar en contacto con el pelaje o piel del murciélago dentro de las bolsas de tela. Con respecto a esto último, el haber encontrado a los ácaros en el interior de los pellets analizados y presentando únicamente el exoesqueleto de los mismos, permite descartar la posibilidad de que se traten de individuos que se adhirieron a las fecas durante la estadía de los murciélagos en las bolsas de tela.

Con respecto a la amplitud de nicho, se vio que se aparta de lo esperado por azar por lo que podemos suponer que la dieta se encuentra determinada por las diferentes abundancias de insectos en el ambiente o por la selección de presas por parte de la especie, o a una interacción de ambos factores. Existen afirmaciones a favor de ambas hipótesis donde algunos autores sugieren que la mayoría de los murciélagos insectívoros pueden alimentarse sobre cualquier insecto que se encuentre disponible en un momento y espacio dado (Belwood & Fenton, 1976; Fenton & Morris, 1976) y otros muestran cómo existe selectividad por parte de los murciélagos insectívoros (Cryan *et al.* 2012; Whitaker, 2004) habiendo detectado disparidad entre la variabilidad de insectos en la dieta con la variabilidad de insectos disponibles en el ambiente (Brack & LaVal, 2006). En cuanto a los resultados sobre la amplitud de nicho trófico se observó que *M. molossus* no muestra un consumo marcado por algunos ítems principalmente, pero tampoco todos los ítems son consumidos de igual forma, presentando una amplitud de dieta

de valores intermedios. Sin embargo, como se discutirá más adelante, la amplitud de nicho trófico varió para esta especie según la estación del año tendiendo a una dieta más generalista desde la primavera hacia el otoño.

## **5.2. Variación estacional**

En cuanto a la variación estacional en la dieta de *M. molossus* se encontraron cambios significativos entre las estaciones en relación al consumo de los diferentes ítems. En términos generales los ítems pertenecientes a Coleoptera disminuyeron su importancia desde la primavera al otoño y ocurrió lo contrario con los ítems de Hemiptera que aumentaron en la dieta al igual que Lepidoptera. Diptera y Acari también presentaron una marcada disminución en la importancia en la dieta desde la primavera al otoño (ver Anexo 2, Tabla 10). Existen varios trabajos que reportan una variación estacional en la dieta de diversas especies de murciélagos (Fukui y Agetsuma, 2010; McWilliams, 2005; Scanlon, 2006; Warner, 1985; Whitaker *et al.*, 1996; Whitaker *et al.*, 1999; Willig *et al.*, 1993). Las variaciones encontradas en este estudio podrían deberse a que las abundancias de estos grupos de insectos varían de igual forma en el ambiente, o a que *M. molossus* por razones de requerimiento nutricional consume más coleópteros luego de salir de la inactividad invernal o viceversa, prefiere a los hemípteros previo al período de inactividad invernal. La realización de muestreos estacionales de la entomofauna en las zonas donde fueron capturados los murciélagos podría contribuir a esclarecer los motivos de estas variaciones, permitiendo correlacionar las variaciones estacionales en la disponibilidad de presas con la variabilidad que se presenta en la dieta. Sin embargo, Kunz (1988) y Whitaker (1995) sugieren que los datos de disponibilidad de recursos para murciélagos insectívoros deben ser tenidos en cuenta con mucho cuidado. Esto se debe a que estos animales presentan alta movilidad, no siendo sencillo correlacionar estos factores ya que pueden estar alimentándose a varios kilómetros del sitio en el que se refugian (Velandia-Perilla *et al.*, 2012). De hecho, Fukui y Agetsuma (2010) estudian la variación estacional en la dieta de *Vespertilio sinensis* y la compararon con la variación en la abundancia relativa de insectos muestreada en el entorno del refugio de esta especie. Las variaciones no se correlacionaron positivamente y una de las explicaciones que

brindan es que sus datos sobre abundancia de insectos reflejan el total de la comunidad de insectos voladores en el sitio y no la realmente disponible a esta especie de murciélago.

Kunz y colaboradores (1995) observaron variación en la dieta de hembras de *Tadarida brasiliensis* según si estaban preñadas o lactando. Esta podría ser otra razón por la cual se observan variaciones en la dieta de *M. molossus*, ya que en el cono sur de Sudamérica las hembras de esta especie se encuentran preñadas en la primavera registrándose las primeras pariciones a finales de diciembre (González & Martínez-Lanfranco, 2010), por lo que transcurren parte del verano alimentando a las crías. Sumado a esto, Agosta y Morton (2003) reportan un patrón similar en *Eptesicus fuscus* donde los coleópteros son más importantes en la dieta al comienzo de la época de actividad (primavera) y luego pasan a ser los hemípteros los más importantes. Estos autores plantean que este cambio puede deberse al comienzo del período de maternidad, donde los requerimientos de calcio por parte de las hembras son mayores y las presas de hemípteros proporcionarían tres veces más calcio que los coleópteros. Como se mencionaba anteriormente, en el comienzo del verano se registran las primeras pariciones para *M. molossus* coincidiendo con el cambio en la dieta, por lo que resulta muy interesante evaluar si existen diferencias en la dieta entre sexos de esta especie y particularmente dentro de las hembras si existen variaciones según su condición reproductiva.

Los ectoparásitos pueden afectar el fitness de los hospedadores, existiendo varios mecanismos de defensa aplicados por el hospedador, entre los que se encuentra el comportamiento de acicalamiento o “grooming” (Encarnacao *et al.* 2012; Orihuela & Vázquez-Prats, 2008). Durante esta tesis se observó que la presencia de Acari disminuye desde la primavera hacia el otoño. Una posible explicación podría ser que estos ectoparásitos sean una fuente adicional de alimento que ayude a la reactivación luego de los meses de inactividad y por eso su importancia en primavera. Otra posibilidad sería que durante la inactividad invernal los murciélagos aumentaron su carga parasitaria y cuando se reactivaron comenzaron a limpiarse por medio del acicalamiento disminuyendo la carga parasitaria a medida que avanzaba la época en donde los murciélagos están más activos. Se observó que hembras de murciélagos en períodos de preñez y sobre todo lactación presentaron mayor carga parasitaria (Encarnacao *et al.* 2012; Lucan,

2006) explicada por una disminución en el acicalamiento posiblemente para compensar las demandas energéticas de la preñez y lactación (Encarnacao *et al.* 2012). Esto también podría explicar por qué durante el verano disminuyó la presencia de ácaros en las fecas, ya que posiblemente hubo una disminución en el acicalamiento por parte de las hembras lactantes.

Los murciélagos en zonas templadas entran en letargo durante esta época, habiendo especies que hibernan (Hock, 1951). Esto se presenta debido a que los requerimientos energéticos para mantener una temperatura constante no son suficientes cuando baja sustancialmente la disponibilidad de alimento, como es el caso de los insectos en invierno. Por tanto la endotermia solo podrá ser sostenida a lo largo del año si se mantienen constantes las cantidades de alimento necesarias (McNab, 1982). Para las especies presentes en Uruguay no está establecido qué ocurre en esta época. No obstante, durante esta época existe una notoria disminución en las capturas, siendo nula en algunos casos (Obs. pers.). De esta forma, esta probable variación anual en los murciélagos seguramente afecte el modo en el que consumen las presas previo y posteriormente al período de inactividad. De hecho, los valores de  $B_{est}$  variaron significativamente entre las estaciones estudiadas, existiendo en primavera un consumo más desigual de los ítems (más especialista) tendiendo a homogeneizarse este consumo hacia el otoño (más generalista). En principio se podría pensar que en otoño existe menor diversidad de alimentos y por eso tiende a comer de forma más similar cada categoría, pero la cantidad de ítems consumidos en primavera y otoño fueron similares (18 y 21 respectivamente). Por otro lado, quizás durante el otoño los individuos sean más generalistas debido a que deben acumular reservas para el período de inactividad que se aproxima. El verano es la estación donde *M. molossus* presenta la dieta más variada (28 categorías) lo que podría estar asociado a una mayor diversidad de insectos durante este período (Castiglioni com. pers.). A su vez, estos cambios en la amplitud de nicho trófico deberían ser estudiados a una escala menor en cuanto a la identificación de los ítems, ya que el tipo de análisis utilizado (presencia-ausencia de categorías en las muestras) no nos permite saber qué (especies) y cuánto (biomasa) consume dentro de cada categoría.

### 5.3. Variación local

Existen diversos trabajos que reportan variación intraespecífica en cuanto a la dieta en varias especies de murciélagos insectívoros (Agosta y Morton, 2003; Hirai & Kimura, 2004; Rydell, 1986; Rydell, 1992; Whitaker, 1995). Estas variaciones podrían deberse a cambios en la abundancia local de los insectos (Agosta y Morton, 2003). Sin embargo, los resultados aquí presentados no mostraron diferencias significativas entre la dieta de *M. molossus* en dos localidades con contextos diferentes. Esto puede deberse a que Paso Pache y Colonia Sánchez no son tan diferentes entre sí, y a pesar de que en Paso Pache *M. molossus* se refugia dentro del monte ribereño, utilice como área de alimentación la zona periférica a este, la cual no difiere sustancialmente de la zona altamente cultivada de Colonia Sánchez. Estas localidades no distan más de 35 km entre ellas, por lo que, no es extraño no haber detectado diferencias significativas en la dieta de ambas “poblaciones”, dado que los murciélagos pueden cubrir grandes distancias en sus movimientos nocturnos. Otro escenario posible es que *M. molossus* seleccione sus presas y a pesar de que las abundancias varíen localmente las preferencias se mantengan. Aunque el hecho de que existan cinco ítems no compartidos (Muscidae, Sphaerocidae, Tipulidae, Hemerobiidae y Orthoptera) sugiere que la composición de insectos en Paso Pache y Colonia Sánchez puede ser diferente ya que si *M. molossus* come determinado ítem en un sitio no debería verse limitado a comerlo en otro, a menos que este ítem esté ausente o en menor abundancia. Agosta y Morton (2003) compararon la variación estacional del consumo de la familia más importante (Scarabaeidae) en la dieta de *Eptesicus fuscus* y observaron que en localidades diferentes (con dieta general significativamente distintas) se mantenía el patrón de consumo estacional de esta familia.

### 5.4. Variación entre especies

A pesar de no haber encontrado diferencias significativas entre la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis* en la localidad de Paso Pache y que a su vez presentan un alto solapamiento de nicho, existen diferencias notorias en la mayoría de las familias pertenecientes a Coleoptera, en la importancia de Lepidoptera y en

algunas de las familias de Hemiptera. Además, cuatro categorías no fueron compartidas entre estas especies (Cercopidae y Muscidae solo presentes en *E. furinalis*; Tipulidae y Orthoptera solo presentes en *M. molossus*). Se podría pensar que esto ocurre debido a las preferencias que presentan cada especie ya que la disponibilidad de presas debería ser la misma por encontrarse en el mismo sitio. De todas formas puede estar ocurriendo que, a pesar de refugiarse a unas pocas decenas de metros, ambas especies estén forrajeando segregadamente en el espacio (utilizando zonas diferentes para forrajear) o en el tiempo (utilizando momentos diferentes de la noche). Además, debemos tener en cuenta que las presas únicamente presentes en *E. furinalis* no representan una restricción para *M. molossus*, ya que estas categorías estuvieron presentes en la dieta a nivel país. A su vez debemos considerar que las categorías no compartidas tuvieron muy baja importancia en la dieta de ambas especies ( $F\% < 5$ ), por lo que podría sugerir una baja disponibilidad de estos insectos en el ambiente.

Con respecto a la dieta registrada para *E. furinalis* se observó que los datos obtenidos coinciden con los reportados por Aguiar y Antonini (2008) y Arita Watanabe (1998), donde el principal ítem consumido fue el O. Coleoptera (ver Anexo 4, Tabla 13). Sin embargo, Bracamonte (2013) reporta a Lepidoptera como el orden más importante en la dieta de esta especie. Esto puede estar relacionado a diferencias en la oferta de alimento en los sitios estudiados, pero probablemente este resultado esté fuertemente afectado por el bajo número de muestras analizadas por dicho autor (N=2). De todas formas, los resultados aquí obtenidos no pretenden hacer una descripción detallada de la dieta de *E. furinalis* sino que son utilizados para establecer una comparación con la dieta de *M. molossus*, bajo el entendido de que hace falta un número mayor de muestras que abarquen diferentes estaciones y localidades para poder describir detalladamente la dieta de esta especie.

### **5.5. Variación estacional entre especies**

Si bien no se encontraron diferencias significativas entre la dieta general de ambas especies, esto cambia cuando se comparan las dietas por estación. En ambas especies se constataron diferencias significativas entre la composición de la dieta

en primavera y verano y a su vez se encontraron diferencias significativas entre *M. molossus* y *E. furinalis* en verano. Estos resultados refuerzan la idea de que la dieta de los murciélagos insectívoros está fuertemente afectada por variaciones estacionales, que desafortunadamente en esta tesis no se puede discernir si se deben a cambios en las abundancias de insectos, a variaciones en los requerimientos nutricionales de las especies o una combinación de ambas.

Con respecto a la amplitud de nicho, se observó que *M. molossus* es más especialista durante la primavera y aumenta significativamente su amplitud de nicho en el verano. Esto es consistente con lo que se observó en la variación estacional a nivel de la dieta general de esta especie. Agosta y colaboradores (2003) observaron un cambio similar en la dieta de *Eptesicus fuscus* donde su amplitud de nicho aumentaba abruptamente al comienzo de la pariciones y se mantenía durante el período de maternidad. Además de relacionar este cambio con el momento reproductivo por el que estaban transitando las hembras, los autores encontraron una relación negativa entre el aumento de la amplitud y la abundancia que presentaba su principal presa (los coleópteros). De esta forma, podría estar ocurriendo algo similar en *M. molossus* quien registra sus primeros nacimientos en el comienzo del verano (González & Martínez-Lanfranco, 2010), coincidiendo con el cambio significativo en su amplitud de nicho y con la disminución en la importancia de los coleópteros en este período (ver Anexo 5, Tabla 15, Fig. 12). Dado esto, resulta interesante testear la hipótesis de que la amplitud de nicho trófico de las hembras de *M. molossus* se ve afectada por el estado reproductivo de las mismas. Sin embargo, para *E. furinalis* se observó el patrón contrario. Mientras que *M. molossus* en primavera es más especialista que en verano, *E. furinalis* es más generalista en primavera que en verano. Esto también podría estar relacionado con el estado reproductivo de las hembras como se menciona para *M. molossus*. *E. furinalis* exhibe dos períodos reproductivos al año, siempre en la época cálida, probablemente relacionado con la disponibilidad de alimento (Mies *et al.* 1996). En Paraguay se observaron los primeros nacimientos entre octubre y noviembre, luego de tres meses de gestación (Mies *et al.* 1996). Esto coincide con las observaciones hechas en Uruguay donde se registraron individuos juveniles en diciembre (obs. pers.). Dado esto, podemos asumir que las hembras de *E. furinalis* en Uruguay pasan parte de la primavera amamantando a su primer cría. Con

respecto al segundo período reproductivo, en Paraguay se registraron hembras preñadas y lactando al mismo tiempo en diciembre (Mies *et al.* 1996), lo cual sugiere que pasan parte del verano gestando su segunda cría. Este patrón reproductivo se muestra contrario al que presenta *M. molossus*, donde transcurre la primavera gestando y el verano amamantando, lo cual podría explicar el por qué *E. furinalis* presenta una dieta más amplia en primavera (mientras amamanta) y una más especialista durante el verano (mientras está gestando). Dado esto, resulta sumamente interesante no solo testear la hipótesis de que la amplitud de nicho de las hembras de *M. molossus* se ve afectada por el estado reproductivo de las mismas, sino que debería ampliarse a otras especies de murciélagos insectívoros como lo sugiere el caso de *E. furinalis*.

### **5.6. Implicancias en el control de insectos nocivos**

Previo a la discusión del potencial aporte que podría desempeñar *M. molossus* en el control de insectos nocivos para la agricultura, es importante dejar claro que esta especie es generalista por lo que se alimenta de una gran variedad de insectos. Por tanto, además de alimentarse de insectos que pueden ser potencialmente nocivos, consumen otros que son depredadores y por consiguiente beneficiarios también en cuanto al control de insectos nocivos. Un ejemplo de los anterior es el caso de la Familia Carabidae considerada altamente benéfica (Bentancourt, 2008) y presente en el 20% aproximado de las muestras analizadas de *M. molossus*. De todas formas es relevante que esta especie sea generalista en su dieta, ya que los depredadores generalistas están dentro de los grupos más importantes en el control biológico conservativo (control mediante la protección de enemigos naturales autóctonos) (Benamú & Viera, 2011; Fischbein, 2012; Nyffeler & Benz, 1987) debido a que son capaces de permanecer en el ecosistema a pesar de que el insecto nocivo que controla disminuya su población o directamente no esté presente (Symondson *et al.*, 2002).

Una gran proporción de los órdenes consumidos por *M. molossus* presentan especies potencialmente nocivas (seis de nueve en el total de la dieta). En tres de estos, se lograron identificar nueve familias que contienen especies de importancia agrícola y forestal, de las cuales Scarabaeidae, Cicadellidae y Pentatomidae son las

que más representación tuvieron en las muestras analizadas (%O: 60,87; 41,30 y 41,30 respectivamente). La familia Cicadellidae se alimenta principalmente de hojas (fitófagos) y causan daños de importancia en distintos cultivos (Bentancourt, 2008). Sin embargo, Scarabaeidae y Pentatomidae presentan además de especies con hábitos fitófagos, otras que pueden resultar beneficiosas, como los escarabajos coprófagos (Lizardo, 2012) y las chinches depredadoras de otros insectos (Bentancourt, 2008). De todas formas, sería de interés profundizar en la identificación de las especies de Pentatomidae que forman parte de la dieta de *M. molossus*, ya que pertenecen a esta familia las principales especies de importancia agrícola en nuestro país, por provocar daños de gran magnitud en los cultivos de soja principalmente (Castiglioni com. pers.)

En cuanto a la variación estacional, verano y otoño son las estaciones donde se registran más familias con especies de importancia agrícola o forestal en la dieta. A su vez, en otoño existe un mayor número de familias que contienen especies de importancia agrícola o forestal (Pentatomidae, Cicadellidae, Cercopidae y Scarabaeidae) que aparecen con mayor frecuencia en la dieta (%O>40) (ver Anexo 2, Tabla 9). En cambio en primavera solo Scarabaeidae ocurre en un número importante de muestras (%O=58,33) y en verano Scarabaeidae, Cicadellidae y Delphacidae son las que ocurren en un gran porcentaje de muestras analizadas (%O= 73,68; 52,63 y 52,63 respectivamente).

Pentatomidae muestra un marcado aumento en la dieta de *M. molossus* desde la primavera hacia el otoño (%O en P: 8,33; en V: 36,84 y en O: 78,57). Esto podría coincidir con los resultados obtenidos por Ribeiro y colaboradores (2009) en su estudio de las fluctuaciones poblacionales de pentatómidos en soja (*Glycine max*) y lotus (*Lotus corniculatus*), donde observaron que los picos poblacionales de los estadios capaces de causar daños (adultos y ninfas de estadios 3 a 5) en estos cultivos, se presentaron en verano (lotus) y a comienzo del otoño (soja). A su vez, aproximadamente a mediados de otoño estos pentatómidos adultos vuelan en busca de refugios para pasar el invierno (Castiglioni, com. pers.) por lo que podrían estar más expuestos a ser depredados por los murciélagos. Teniendo en cuenta que en los últimos años la soja (*G. max*) ha sido el cultivo más importante en Uruguay en cuanto a superficie cultivada (Hoffman *et al.*, 2013) y que los pentatómidos son considerados las plagas de mayor importancia económica para este cultivo

(Ribeiro *et al.*, 2009) se resalta la importancia en ahondar los conocimientos con respecto al consumo de esta familia por parte de *M. molossus*.

Delphacidae estuvo mayormente presente en las heces colectadas en verano (52,63%) en comparación con primavera y otoño en la que esta familia tuvo de escasa a mediana presencia en las fecas (8,33 y 28,57% respectivamente). Un patrón similar se observó en un estudio de abundancia poblacional de la especie *Delphacodes kuscheli* (Fam. Delphacidae y especie presente en Uruguay) en varias localidades de las provincias de Córdoba y San Luis (Argentina) donde se muestra cómo esta especie repite un patrón de abundancia en los tres años de estudio y se observan picos de abundancias entre los meses de diciembre y enero, decayendo para los meses de marzo-abril (Grilli & Gorla, 2002). A pesar de que la enfermedad Mal del Río Cuarto, que afecta al maíz y es transmitida por esta especie, no sea de gran preocupación actualmente en nuestro país, es por demás interesante profundizar en la identificación de los ítems pertenecientes a Delphacidae encontrados en las fecas de *M. molossus*, debido al beneficio que podría implicar el consumo de estas especies en un futuro.

En cuanto a la comparación de la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis* en relación al consumo de familias que presentan especies de importancia agrícola o forestal, se destaca la diferencia en el %O para algunas de estas familias consumidas por ambas especies. Scarabaeidae y Pentatomidae son mayormente consumidas por *M. molossus* y Curculionidae y Elateridae por *E. furinalis*. De esta forma, se podría teorizar sobre una posible complementariedad entre ambas especies en cuanto al potencial control de especies nocivas. A su vez, se observó una variación estacional en el %O de las familias que contienen especies de importancia agrícola, donde se registró un gran aumento de Cicadellidae, Delphacidae y Pentatomidae, y una disminución de Scarabaeidae en la dieta de ambas especies en verano. Por tanto a la hora de realizar evaluaciones más detalladas del papel de los murciélagos como controladores de insectos de importancia agrícola o forestal sería importante tener en cuenta dos componentes: 1- por un lado evaluar la estacionalidad en la dieta de los murciélagos, estableciendo los períodos en los que se alimentan de especies potencialmente nocivas y cruzarlos con los períodos en que estas especies de insectos pueden requerir medidas de control; y 2- evaluar la dieta y su variación estacional de la

comunidad de murciélagos insectívoros en su conjunto, y no individualmente, ya que puede existir una complementariedad benéfica entre varias especies.

## 6. CONCLUSIONES

- *Molossus molossus* presenta una dieta muy variada, siendo los órdenes registrados: Coleoptera, Hemiptera, Diptera, Lepidoptera, Subcl. Acari, Odonata, Hymenoptera, Neuroptera, Orthoptera y Ephemeroptera.
- *Molossus molossus* varía significativamente su dieta general a lo largo de las estaciones estudiadas. Esta variación también se observó puntualmente en la localidad de Paso Pache, tanto para *M. molossus* como para *E. furinalis*. Tres factores podrían estar determinando estas diferencias estacionales: 1- variaciones de abundancia de los insectos en el ambiente; 2- variaciones en los requerimientos energéticos previos o posteriores al período de inactividad invernal; y 3- variaciones en el estado reproductivo de las hembras que implican cambios en los requerimientos nutricionales (ej: requerimientos de calcio en lactantes); o a una combinación de estos.
- *Molossus molossus* no varió su dieta en función a la localidad que se estudiase. Lo cual podría deberse a dos aspectos: 1- que los sitios a donde se dirige esta especie para alimentarse no difieran considerablemente entre localidades, y 2- que *M. molossus* podría estar seleccionando sus presas y a pesar de que las disponibilidad de insectos varíen localmente las preferencias se mantienen.
- Las dietas de *M. molossus* y *E. furinalis* se muestran similares en la localidad de Paso Pache, presentando un alto valor de solapamiento de nicho. Un mecanismo que podría estar favoreciendo la coexistencia de estas especies es la segregación del forrajeo en el tiempo y el espacio, alimentándose estas especies en sitios o momentos de la noche diferentes.
- Las especies de murciélagos estudiadas mostraron un patrón estacional contrario en cuanto a la amplitud de nicho. Este aspecto podría estar explicado por variaciones en la condición reproductiva de las hembras, ya

que estas especies exhiben el patrón contrario en cuanto a la época de parición y lactación.

- *Molossus molossus* se alimentó de familias de insectos que contienen especies de interés agrícola y forestal: Scarabaeidae, Pentatomidae, Cicadellidae, Delphacidae, Cercopidae, Elateridae, Curculionidae, Bruchidae y Tipulidae.
- Variaciones poblacionales de algunas especies consideradas de importancia agrícola de las familias Pentatomidae y Delphacidae podrían coincidir con las variaciones observadas en la dieta de *M. molossus*, por lo que sería conveniente aumentar la resolución en cuanto a la identificación de presas de estas familias, así como la identificación específica de los ítems de Scarabaeidae, por ser la familia con mayor representación.
- *Molossus molossus* y *E. furinalis* podrían ser considerados como complementarios en el control de especies de importancia agrícola y forestal, ya que se alimentan de forma diferente de las familias que presentan estas especies. En este sentido, a la hora de pensar en evaluaciones más detalladas de papel de los murciélagos insectívoros habría que evaluar puntualmente la estacionalidad en la dieta y tener en cuenta la comunidad de murciélagos insectívoros en su conjunto.

## 7. PERSPECTIVAS

Se plantean futuros trabajos en los que se debería profundizar para esclarecer las interrogantes que se desprenden de la presente tesis:

- 1- Evaluar diferencias en la dieta entre sexos, tanto para *M. molossus* como para *E. furinalis* y correlacionarlo con los períodos reproductivos por los que transitan los individuos durante la época de actividad.
- 2- Ampliar el número de localidades y muestras analizadas de *E. furinalis* para poder describir su dieta con mayor precisión.
- 3- Incursionar en nuevos métodos de análisis de dieta, profundizando en la identificación de los ítems presentes en las fecas. Esto último, permitiría corroborar el papel de *M. molossus* como controlador de insectos de importancia agrícola o forestal. Recientemente se han implementado análisis moleculares de las heces de algunas especies de murciélagos insectívoros donde se han identificado especies de insectos que son considerados plagas de algunos cultivos, e incluso se ha detectado que el consumo coincide con los picos de mayor abundancia de estos insectos, es decir cuando son considerados un problema económico (Brown, 2010; Puig-Montserrat *et al.*, 2015). En la misma línea, análisis de este tipo permitirían arrojar luz sobre Lepidoptera, el que no se pudo avanzar más allá de la identificación del orden, debido a que en las fecas lo que principalmente se conserva son las escamas. Sumado a esto, recordemos que en Uruguay los lepidópteros se encuentran dentro de las peores plagas y hacia las que se enfocan la mayor parte de los esfuerzos de control (Bentancourt & Scatoni, 2010).

## 8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agosta S. J. & D. Morton. 2003. Diet of the Big Brown bat, *Eptesicus fuscus*, from Pennsylvania and western Maryland. *Northeastern Naturalist*, 10(1):89-104.
- Agosta S. J.; Morton D. & K.M. Kuhn. 2003. Feeding ecology of the bat *Eptesicus fuscus*: 'preferred' prey abundance as one factor influencing prey selection and diet breadth. *Journal of Zoology*, London, 260: 169-177.
- Aguiar L. & Y. Antonini, 2008. Diet of two sympatric insectivores bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Revista Brasileira de Zoología*, 25: 28-31.
- Amengual B.; Fontal J.; López M.; Márquez J.; Sánchez A. & J. Serra-Cobo. 2004. Control Biológico de la Procecionaria del Pino (*Thaumetopoea pityocampa*) en las Islas Baleares mediante Quirópteros. 23 pp. Disponible en [www.areambiental.com](http://www.areambiental.com)
- Arita Watanabe H.T. 1999. Biología del murciélago mastín enano (*Eumops bonariensis nanus*) en Yucatán. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología. Informe final SNIBCONABIO proyecto No. H180. México D. F. 33 pp.
- Baez M. 1988. Diptera. En Barrientos J. A. (ed). Bases para un curso práctico de entomología. Ed. Asociación Española de Entomología. 754 pp.
- Baldini A; Carballo R.; Telechea N. & J. Porcile. 2006. Manual de campo. Plagas de Eucaliptos y Pinos en el Uruguay. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. FAO.173 pp.
- Belwood J.J. & M.B. Fenton. 1976. Variation in the diet of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology*, 54: 1674- 1678.
- Benamú M. A. & C. Viera. 2011. Las arañas en los agroecosistemas. En: Arácnidos de Uruguay. Diversidad, comportamiento y ecología. C. Viera (Ed.). Ediciones de la Banda Oriental, Montevideo. 240 pp.

- Bentancourt C. M. 2008. Manual de Entomología. Facultad de Agronomía, Universidad de la República Montevideo. 255 pp.
- Bentancourt C. M. & I. B. Scatoni. 2010. Guía de insectos y ácaros de importancia agrícola y forestal en el Uruguay. Tercera edición. Facultad de Agronomía, Universidad de la República/Editorial Hemisferio Sur. Montevideo. 582 pp.
- Bentancourt C. M.; Scatoni I. B. & E. Morelli. 2009. Insectos del Uruguay. Facultad de Agronomía, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo. 658 pp.
- Boyles J. G.; Cryan P. M.; McCracken G. F. & T. H. Kunz. 2011. Economic Importance of Bats in Agriculture. *Science*, 332: 41.
- Bracamonte J. C. 2013. Hábitos alimenticios de un ensamble de murciélagos insectívoros aéreos de un bosque montano en las Yungas Argentinas. *Chiroptera Neotropical*, 19(1):1157-1162.
- Brack V. & R. K. LaVal. 2006. Diet of grey Myotis (*Myotis grisescens*): variability and consistency, opportunism and selectivity. *Journal of Mammalogy*, 87(1):7-18.
- Brady N. C. & R. R. Weil. 2002. The nature and properties of soils. 13a Ed. Prentice Hall, USA.
- Brown V.A. 2010. Molecular analysis of guano from bats in bat houses on organic pecan orchards. Master's Thesis, University of Tennessee. 43 pp.
- Calisto V.; Cortizas S.; López-Grant A.; López-Rodríguez A.; Rodales A. L. & E. Morelli. 2012. Aproximación a la dieta de una comunidad de quirópteros en Paso Pache, Canelones. Libro de resumen II Congreso Uruguayo de Zoología. Montevideo. Pág. 138.
- Cañedo V.; Alfaro A. & J. Kroschel. 2011. Manejo integrado de plagas de insectos en hortalizas. Principios y referencias técnicas para la Sierra Central de Perú. Centro Internacional de la Papa (CIP), Lima, Perú. 48 pp.

- Castiglioni E.; Giani G.; Binnewies C. & O. Bentancur. 2008. Susceptibilidad de la chinche *Piezodorus guildinii* Westwood (Hemiptera: Pentatomidae) al insecticida Endosulfán. *Agrociencia*, 12 (1): 31-34.
- Cleveland C. J.; Betke M.; Federico P.; Frank J. D.; Hallam T. G.; Horn J.; López J. Jr; McCracken G.F.; Medellín R. A.; Moreno-Valdez A.; Sansone C. G.; Westbrook J. K. & T. H. Kunz. 2006. Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4: 238-243.
- Cryan P. M.; Stricker C. A & M. B. Wunder. 2012. Evidence of cryptic individual specialization in an opportunistic insectivorous bat. *Journal of Mammalogy*, 93(2): 381-389.
- Díaz Rossello R. 2001. Siembra directa en el Cono Sur. Programa Cooperativo para el Desarrollo Tecnológico Agroalimentario y Agroindustrial del Cono Sur (PROCISUR). Montevideo. 450 pp.
- Dos Reies N.; Peracchi A.; Pedro W. & I. Pasos de Lima. 2007. Morcegos do Brasil. Editorial Londrina. 256 pp.
- Encarnacao J. A.; Baulechner D. & N. I. Becker. 2012. Seasonal variations of wing mite infestations in male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in comparison to female and juvenile bats. *Acta Chiropterologica*, 14(1): 153-159.
- Fenton M. B. & G. K. Morris. 1976. Opportunistic feeding by desert bats (*Myotis sp.*). *Canadian Journal of Zoology*, 54: 526-530.
- Fischbein D. 2012. Introducción a la teoría del control biológico de plagas. En Villacide & Corley (eds) Manejo integrado de plagas forestales, cuadernillo n°15. 21 pp.
- Freeman P. 1981. Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *Journal of Mammalogy*, 62 (1): 166-173.
- French K. 1999. Spatial variability in species composition in birds and insects. *Journal of Insect Conservation*, 33: 183-189.

- Fukui D. & N. Agetsuma. 2010. Seasonal changes in the diet composition of the Asian parti-coloured bat *Vespertilio sinensis*. *Mammal Study*, 35:227-233.
- González E.M. & J.A. Martínez-Lanfranco. 2010. Mamíferos de Uruguay. Guía de campo e introducción a su estudio y conservación. Banda Oriental, Vida Silvestre & MNHN, Montevideo. 463 pp.
- Grilli M. P. & D. E Gorla. 2002. Variación geográfica de la abundancia poblacional de *Delphacodes kuscheli* (Fennah) en la región central de Argentina. *Ecología Austral*, 12: 187-195.
- Hirai T. & S. Kimura. 2004. Diet composition of the common bat *Pipistrellus abramus* (Chiroptera:Vespertilionidae) revealed by fecal analysis. *Japanese Journal of Ecology*, 54:159–163.
- Hock R. J. 1951. The metabolic rates and body temperatures of bats. *The Biological Bulletin*, 101:289-299.
- Hoffman E., Castro A. & P. Arbeletche. 2013. Área agrícola y superficie cultivada anualmente en Uruguay: implicancias de las diferencias en los números oficiales. *Cangüé* N° 34. Pp 12-18.
- Hooper D. U.; Chapin III F. S.; Ewel J. J.; Hector A.; Inchausti P.; Lavorel S.; Lawton J. H.; Lodge D. M.; Loreau M.; Naeem S.; Schmid B.; Setälä H.; Symstad A. J.; Vandermeer J. & D. A. Wardle 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75:3–35. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1890/04-0922>
- Howell D.J. & D. Burch. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Revista de Biología Tropical*, 21 (2): 281-294.
- Hughes J. B., Daily G. C. & P. R. Ehrlich. 2000. Conservation of insect diversity: a habitat approach. *Conservation Biology*, 14:1788-1797.
- Hutchinson G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on quantitative biology*, 22: 415-427.

- Hutchinson G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. *The American Naturalist*, 93: 145-159.
- Kalka M. B.; Smith A. R. & E. K. V. Kalko. 2008. Bats Limit Arthropods and Herbivory in a Tropical Forest. *Science*, 320:71.
- Krebs C. J. 1999. *Ecological methodology*. 2nd ed. Addison Wesley Longman. EEUU. 620 pp.
- Kunz T. H. 1988. Methods of assessing the availability of prey to insectivorous bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Ed. T. H. Kunz). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. Pp. 191-210.
- Kunz T. H.; Braun de Torrez E.; Bauer D.; Lobova T. & T. H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223: 1-38.
- Kunz T. H. & J. O. Whitaker, Jr. 1983. An evaluation of fecal analysis for determining food habits of insectivorous bats. *Can. J. Zool.* 61:1317-1321.
- Kunz T. H.; Whitaker J. O. Jr. & M. D. Wadanoli. 1995. Dietary energetics of the insectivorous Mexican-free tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) during pregnancy and lactation. *Oecología*, 101: 407-415.
- Lizardo Briseño V. 2012. Análisis de la comunidad de escarabajos coprófagos de Villa de Cos, Zacatecas, México. Tesis de grado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. 61 pp.
- López-Damian L. J. 2009. Dieta de *Tadarida brasiliensis mexicana* en el noreste y sur de México en el contexto de la fenología del maíz (*Zea mays*). Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. 144 pp.
- Lou S. & C. L. Yurrita. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana*, 21:83-94.

- Lucan R. K. 2006. Relationships between the parasitic mite *Spinturnix andegavinus*(Acari: Spinturnicidae) and its bat host, *Myotis daubentonii*(Chiroptera: Vespertilionidae): seasonal, sex- and age-related variation in infestation and possible impact of the parasite on the host condition and roosting behavior. *Folia Parasitológica*, 53:147-152.
- MacArthur R. H. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.
- Machado Silvera M. 2002. Metabolismo, dieta y patrón reproductivo de dos especies de murciélagos insectívoros del género *Myotis* en los Andes venezolanos. Tesis de Magíster Scientia en Ecología Tropical. Universidad de los Andes. 141 pp.
- Maine J. J. & J. G. Boyles. 2015. Bats initiate vital agroecological interactions in corn. *PNAS Early Edition*. 6pp.
- Marino de Remes Lenicov A. M.; Paradell S. L. & M. I. Catalano. 2006. Hemípteros Auquenorrincos asociados al cultivo de sorgo en la Argentina (Insecta-Hemiptera). *Revista de investigaciones agropecuarias*, 35 (2): 3-20.
- Marino de Remes Lenicov A. M.; Zerbino S. & M. Demaría. 2000. Especies de Dalfácidos (Homoptera, Delphacidae) presentes en el cultivo del maíz, en Uruguay. *Agrociencia*, 4(1): 93-95.
- May R. M. & R. H. MacArthur. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *PNAS*, 69: 1109-1113.
- McCracken G. F.; Westbrook J. K; Brown V. A.; Eldridge M.; Federico P. & T. H. Kunz. 2012. Bats Track and Exploit Changes in Insect Pest Populations. *PLOS ONE*, 7:1-10.
- McDonald J. H. 2014. *Handbook of Biological Statistics* (3rd ed.). Sparky House Publishing, Baltimore, Maryland. Disponible en <http://www.biostathandbook.com/gtestind.html>.
- McNab B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*, 52:478-358.

- McNab B. K. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. Pp 151-200. In Ecology of Bat (Thomas Kunz, ed.) Plenum Press, New York.
- McWilliams L. A. 2005. Variation in the diet of the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). Journal of Mammalogy, 86:599-605.
- MGAP. 2013. Guía de buenas prácticas agrícolas para sistemas con agricultura de secano en Uruguay. Mesa Tecnológica de Oleaginosos. 53 pp.
- MGAP-DGSA. 2014. Planilla de importaciones 2014. Disponible en [https://www.mgap.gub.uy/dgssaa/DivAnalisisDiagnostico/DAYD\\_PROFIT\\_ESTADISTICA.htm](https://www.mgap.gub.uy/dgssaa/DivAnalisisDiagnostico/DAYD_PROFIT_ESTADISTICA.htm)
- Mies R.; Kurta A. & D. G. King. 1996. *Eptesicus furinalis*. Mammalian Species, 526: 1-7.
- Miralles J. & R. Massanés. 1995. Perspectiva Ambiental 4. Murciélagos. Fundación Tierra. Pp. 1-16.
- Nyffeler M. & G. Benz. 1987. Spiders in natural pest control: A review. Journal of Applied Entomology, 103:321-339.
- Oksanen J.; Guillaume Blanchet F.; Kindt R.; Legendre P.; Minchin P. R.; O'Hara R. B.; Simpson G. L.; Solymos P.; Stevens M. H. H. & H. Wagner. 2015. Package "vegan". Community Ecology Package. <http://cran.r-project.org>, <https://github.com/vegandevs/vegan>
- Orihuela A. & V. M. Vázquez-Prats. 2008. Estrategias conductuales en la relación parásito-hospedero. Revisión. Téc Pecu Méx, 46(3):259-285.
- Puig-Montserrat X.; Torre I.; López-Baucells A.; Guerrieri E.; Monti M.; Ráfols-García R.; Ferrer X.; Gisbert D. & C. Flaquer. 2015. Pest control service provided by bats in Mediterranean rice paddies: linking agroecosystems structure to ecological functions. Mammalian Biology, DOI: <http://dx.doi.org/doi:10.1016/j.mambio.2015.03.008>.

- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL <http://www.R-project.org/>
- Ramírez-Chávez H.E.; Mejías-Egas O. & G. Zambrano. 2008. Anotaciones sobre dieta, estado reproductivo, actividad y tamaño de colonia de murciélago mastín común (*Molossus molossus*: Molossidae) en la zona urbana de Popayán, Departamento del Cauca, Colombia. *Chiroptera Neotropical*, 14 (2): 384-390.
- Rodales A.L.; Morelli E.; Arim M.; González E.M. & G. Botto. 2010. Dieta de una colonia mixta de quirópteros en Montevideo, Uruguay. Res. I Congreso de Zoología Uruguayo, X Jornadas de Zoología del Uruguay, Montevideo, pág. 121.
- Rydell J. 1986. Foraging and diet of the northern bat *Eptesicus nilssoni* in Sweden. *Holarctic Ecology*, 9:272-276.
- Rydell J. 1992. The diet of the parti-coloured bat *Vespertilio murinus* in Sweden. *Ecography*, 15:195-198.
- SamPedro Marin A.C; Martínez Bravo C.M.; De La Ossa Támara K.; Otero Fuentes Y.L.; Santos Espinosa L.M.; Osorio Ozuna S. & A.M. Mercado Ricardo. 2007. Nuevos registros de especies de murciélagos para el departamento de Sucre y algunos datos sobre su ecología en esta región Colombiana. *Caldasia*, 29 (2): 355-362.
- Scanlon A. T. 2006. Factors affecting urban insectivorous bat activity and implications for habitat management in the City of Adelaide, South Australia. Thesis submitted in partial fulfilment of the requirement for the Bachelor of Applied Science (Biodiversity, Environmental and Park Management) University of South Australia. 115 pp.
- Schoener T. W. 1974. Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. *The American Naturalist*, 108: 332-340.

- Shiel C.; McAney C.; Sullivan C.&C. Fairley. 1997. Identification of arthropod fragments in bat droppings. An occasional publication of the Mammal Society, 17:1-56.
- Sosa J. 2003. Chiroptera del Uruguay: Situación Bibliográfica Actual. <http://www.iibce.edu.uy/zoologia/temas1.htm>, 14 de mayo de 2007.
- Sosa J. 2007. Estudio de la morfología de las alas de quirópteros insectívoros del Uruguay. Tesis de Universidad de la Republica, Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay. 74 pp.
- Symondson W. O. C. 2002. Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology*, 11: 627–641.
- Trites A. W. & Joy R. 2005. Dietary analysis from fecal samples: How many scats are enough? *Journal of Mammalogy*, 86:704-712.
- Tuttle M. D. & A. Moreno. 2005. Murciélagos Cavernícolas del Norte de México. Su importancia y problemas de conservación. *Bat Conservation International, Inc.* Pp. 1-49.
- Vázquez-Mota C.I. 2011. Identidad taxonómica y tamaño de las presas consumidas por algunas especies de murciélagos de la Familia Molossidae (Mammalia: Chiroptera). Tesis de la Universidad Veracruzana, México. 74 pp.
- Velandia-Perilla J.H.; Garcés-Restrepo M.F.; Moscoso M.C. & A. Giraldo. 2012. Estructura y composición de un ensamblaje de murciélagos de sotobosque en Isla Palma, Bahía Málaga, Valle del Cauca. *Boletín científico del Museo de Historia Natural*, 16 (1): 215–225.
- Warner R. M. 1985. Interspecific and temporal dietary variation in an Arizona bat community. *Journal of Mammalogy*, 66(1): 45-51.
- Werner S. M. & K. F. Raffa. 2000. Effects of forest management practices on the diversity of ground-occurring beetles in mixed northern hardwood forests of the Great Lakes Region. *Forest Ecology and Management*, 139: 135-155.

- Whitaker J. O. Jr. 1995. Food of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*, from maternity colonies in Indiana and Illinois. *American Midland naturalist*, 134: 346-360.
- Whitaker J. O. Jr. 2004. Prey selection in a temperate zone insectivorous bat community. *Journal of Mammalogy*, 85(3): 460-469.
- Whitaker J. O. Jr.; McCracken G. F. & B. M. Siemers. 2009. Food habits analysis of insectivorous bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (T. H. Kunz and S. Parsons, eds.). 2nd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. Pp. 567-592.
- Whitaker J. O. Jr.; Neefus C. & T. H. Kunz. 1996. Dietary variation in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Journal of Mammalogy*, 77(3): 716-724.
- Whitaker J. O. Jr.; Suthakar Issac S.; Marimuthu G. & T. H. Kunz. 1999. Seasonal variation in the diet of the Indian Pygmy bat, *Pipistrellus mimus* in southern India. *Journal of Mammalogy*, 80(1):60-70.
- Williams-Guillén K., Perfecto I. & J. Vandermeer. 2008. Bats Limit Insects in a Neotropical Agroforestry System. *Science*, 360:70.
- Willig M. R.; Camilo G. R. & Noble S. J. 1993. Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from edaphic cerrado habitats of Brazil. *Journal of Mammalogy*, 74 (1): 117-128.
- Wilson D. E. & D. M. Reeder (eds.). 2005. *Mammals species of the World. A taxonomic and geographic reference*. Third edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2 Vols. 2142 pp.
- Wright D. H.; Patterson B. D.; Mikkelsen G. M.; Cutler A. & W. Atmar. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, 113: 1-20.
- Zebino M. S. & A. Ribeiro. 2000. Manejo de plagas en pasturas y cultivos. Unidad de agronegocios y difusión del INIA. Montevideo, Uruguay. 112 pp.

## 9. ANEXOS

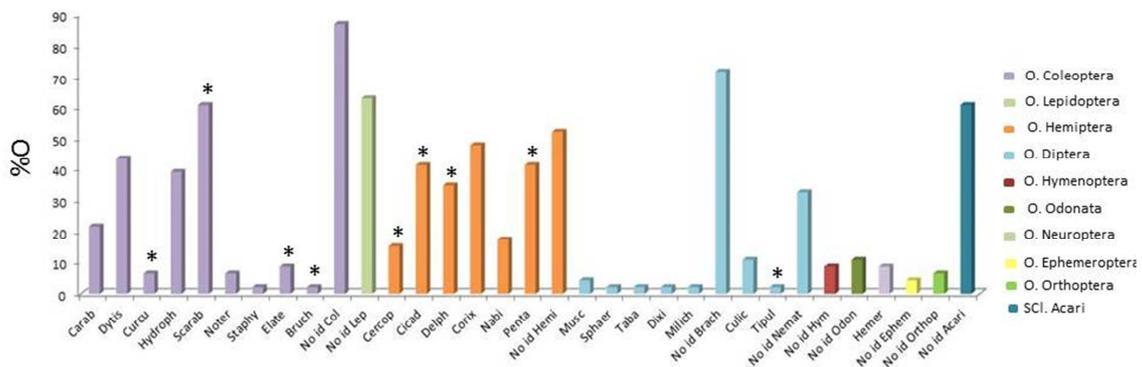
### 9.1. Anexo 1. *Dieta general de M. molossus*

**Tabla 7.** Porcentaje de ocurrencia (%O) y frecuencia relativa (%F) para los 33 ítems consumidos por *M. molossus*. Se detallan las familias identificadas dentro de cada orden. En los casos donde la familia no pudo ser identificada se denota con "No id". (\*) señala las familias que contienen especies que son consideradas de importancia agrícola y forestal.

Orden	Familias	%O	%F
O. Coleoptera	Carabidae	21,74	2,64
	Dytiscidae	43,48	5,29
	Curculionidae*	6,52	0,79
	Hydrophilidae	39,13	4,76
	Scarabeidae*	60,87	7,41
	Noteridae	6,52	0,79
	Staphylinidae	2,17	0,26
	Elateridae*	8,69	1,06
	Bruchidae*	2,17	0,26
	No id	86,96	10,58
O. Lepidoptera	No id	63,04	7,67
O. Hemiptera	Cercopidae*	15,22	1,85
	Cicadellidae*	41,3	5,03
	Delphacidae*	34,78	4,23
	Corixidae	47,83	5,82
	Nabidae	17,39	2,12
	Pentatomidae*	41,3	5,03
	No id	52,17	6,35
O. Diptera			
SubO. Brachicera	Muscidae	4,35	0,53
	Sphaeroceridae	2,17	0,26
	Tabanidae	2,17	0,26
	Dixidae	2,17	0,26
	Milichidae	2,17	0,26
	No id	71,74	8,73
	SubO. Nematocera	Culicidae	10,87
Tipulidae*		2,17	0,26
No id		32,61	3,97
O. Hymenoptera	No id	8,69	1,06
O. Odonata	No id	10,87	1,32
O. Neuroptera	Hemerobiidae	8,69	1,06
O. Ephemeroptera	No id	4,35	0,52
O. Orthoptera	No id	6,52	0,79
SubC. Acari	No id	60,87	7,41

**Tabla 8.** Porcentaje de ocurrencia (%O) y frecuencia relativa (%F) para los nueve órdenes y la subclase que forman parte de la dieta de *M. molossus*.

Ítem	%O	%F
O. Coleoptera	95,65	22,8
O. Hemiptera	80,43	19,17
O. Diptera	78,26	18,65
O. Lepidoptera	65,22	15,54
O. Odonata	10,87	2,59
O. Hymenoptera	8,69	2,07
O. Neuroptera	8,69	2,07
O. Orthoptera	6,52	1,55
O. Ephemeroptera	4,35	1,04
SubC. Acari	60,87	14,5



**Figura 10.** Se muestra la distribución de porcentajes de ocurrencia para las diferentes categorías consumidas por *M. molossus*. Los diferentes colores representan los órdenes a los que pertenecen las familias. Las mismas fueron abreviadas para una mejor visualización de la figura. (\*) refiere a las familias que contienen especies que son consideradas de importancia agrícola o forestal por daños a cultivos.

## 9.2. Anexo 2. Variación estacional en la dieta de *M. molossus*

**Tabla 9.** Porcentaje de ocurrencia (%O) y frecuencia relativas (%F) para los ítems consumidos por *M. molossus* discriminados por estaciones (primavera, verano y otoño). Se detallan las familias identificadas dentro de cada orden. En los casos donde la familia no pudo ser identificada se denota con "No id". (\*) señala las familias que contienen especies que son consideradas de importancia agrícola y forestal.

Orden	Familia	Primavera		Verano		Otoño	
		%O	%F	%O	%F	%O	%F
O. Coleoptera	Carabidae	58,33	9,46	15,79	1,78	0	0
	Dytiscidae	66,67	10,81	31,58	3,55	42,86	4,88
	Curculionidae*	8,33	1,35	5,26	0,59	7,14	0,81
	Hydrophilidae	16,67	2,7	52,63	5,92	42,86	4,88
	Scarabaeidae*	58,33	9,46	73,68	8,28	50,00	5,69
	Noteridae	0	0	10,52	1,18	7,14	0,81
	Staphylinidae	0	0	5,26	0,59	0	0
	Elateridae*	16,67	2,7	0	0	14,29	1,63
	No id	91,67	14,86	78,95	8,88	92,86	10,57
O. Lepidoptera	No id	33,33	5,4	73,68	8,28	71,43	8,13
O. Hemiptera	Cercopidae*	0	0	5,26	0,59	42,86	4,88
	Cicadellidae*	0	0	52,63	5,92	64,29	7,32
	Delphacidae*	8,33	1,35	52,63	5,92	28,57	3,25
	Corixidae	33,33	5,4	26,32	2,96	85,71	9,76
	Nabidae	8,33	1,35	36,84	4,14	0	0
	Pentatomidae*	8,33	1,35	36,84	4,14	78,57	8,94
	No id	25	4,05	36,84	4,14	92,86	10,57
O. Diptera							
SubO. Brachicera	No id	83,33	13,51	68,42	7,69	64,29	7,32
	Muscidae	0	0	10,53	1,18	0	0
	Tabanidae	0	0	0	0	7,14	0,81
	Sphaeroceridae	0	0	5,26	0,59	0	0
	Milichidae	0	0	0	0	7,14	0,81
SubO. Nematocera	No id	8,33	1,35	57,89	6,51	14,29	1,63
	Culicidae	0	0	26,32	2,96	0	0
	Tipulidae*	0	0	5,26	0,59	0	0
O. Hymenoptera	No id	8,33	1,35	10,53	1,18	0	0
O. Odonata	No id	0	0	10,53	1,18	14,29	1,63
O. Neuroptera	Hemerobiidae	8,33	1,35	15,79	1,78	0	0
O. Ephemeroptera	No id	0	0	5,26	0,59	7,14	0,81
O. Orthoptera	No id	0	0	15,79	1,78	0	0
SCL. Acari	No id	75	12,16	63,16	7,10	42,86	4,88

**Tabla 10.** Porcentaje de ocurrencia (%O) y frecuencia relativa (%F) para los nueve órdenes y la subclase consumidos por *M. molossus* discriminados por estación.

Orden o SubCl	Primavera		Verano		Otoño	
	%O	%F	%O	%F	%O	%F
Coleoptera	100	27,91	94,74	20,69	92,86	23,21
Lepidoptera	33,33	9,3	73,68	16,09	78,57	19,64
Hemiptera	50	13,95	84,21	18,39	100,00	25,00
Diptera	83,33	23,25	84,21	18,39	64,29	16,07
Hymenoptera	8,33	2,32	10,53	2,30	0	0
Odonata	0	0	10,53	2,30	14,29	3,57
Neuroptera	8,33	2,32	15,79	3,45	0	0
Ephemeroptera	0	0	5,26	1,15	7,14	1,79
Orthoptera	0	0	15,79	3,45	0	0
Acari	75	20,93	63,16	13,79	42,86	10,71

### 9.3. Anexo 3. Variación local en la dieta de *M. molossus*

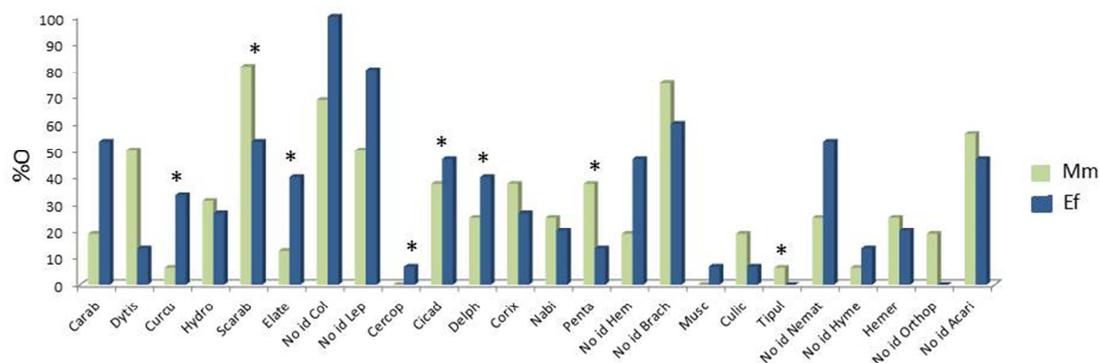
**Tabla 11.** Porcentaje de ocurrencia (%O) y frecuencia relativa (%F) para los ítems consumidos por *M. molossus* en las localidades de Paso Pache y Colonia Sánchez. Se detallan las familias identificadas dentro de cada orden. En los casos donde la familia no pudo ser identificada se denota con "No id". (\*) señala las familias que contienen especies que son consideradas de importancia agrícola y forestal.

Orden o Subclase	Familia	Paso Pache		Colonia Sánchez	
		%O	%F	%O	%F
O. Coleoptera	Carabidae	18,75	2,56	33,33	3,76
	Dytiscidae	50	6,84	66,67	7,52
	Curculionidae*	6,25	0,85	6,67	0,75
	Hydrophilidae	31,25	4,27	66,67	7,52
	Scarabaeidae*	81,25	11,11	66,67	7,52
	Elateridae*	12,5	1,71	13,33	1,5
	No id	68,75	9,40	100	11,28
O. Lepidoptera	No id	50	6,84	80	9,02
O. Hemiptera	Cicadellidae*	37,5	5,13	40	4,51
	Delphacidae*	25	3,42	40	4,51
	Corixidae	37,5	5,13	46,67	5,26
	Nabidae	25	3,42	20	2,25
	Pentatomidae*	37,5	5,13	13,33	1,5
	No id	18,75	2,56	60	6,77
O. Diptera					
SubO. Brachicera	Muscidae	0	0	6,67	0,75
	Sphaeroceridae	0	0	6,67	0,75
	No id	75	10,26	80	9,02
SubO. Nematocera	Culicidae	18,75	2,56	6,67	0,75
	Tipulidae*	6,25	0,85	0	0
	No id	25	3,42	46,67	5,26
O. Hymenoptera	No id	6,25	0,85	6,67	0,75
O. Neuroptera	Hemeroibiidae	25	3,42	0	0
O. Orthoptera	No id	18,75	2,56	0	0
SubC. Acari	No id	56,25	7,69	80	9,02

#### 9.4. Anexo 4. Diferencias en la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis*

**Tabla 12.** Porcentaje de ocurrencia (%O) y frecuencia relativa (%F) para los ítems consumidos por *M. molossus* y *E. furinalis* en la localidad de Paso Pache. Se detallan las familias identificadas dentro de cada orden. En los casos donde la familia no pudo ser identificada se denota con “No id”. (\*) señala las familias que contienen especies que son consideradas de importancia agrícola y forestal.

Orden	Familia	<i>M. molossus</i>		<i>E. furinalis</i>	
		%O	%F	%O	%F
O. Coleoptera	Carabidae	18,75	2,56	53,34	6,61
	Dytiscidae	50	6,84	13,34	1,65
	Curculionidae*	6,25	0,85	33,34	4,13
	Hydrophilidae	31,25	4,27	26,67	3,3
	Scarabaeidae*	81,25	11,11	53,34	6,61
	Elateridae*	12,5	1,71	40	4,96
	No id	68,75	9,4	100	12,4
O. Lepidoptera	No id	50	6,84	80	9,92
O. Hemiptera	Cercopidae*	0	0	6,67	0,83
	Cicadellidae*	37,5	5,13	46,67	5,78
	Delphacidae*	25	3,42	40	4,96
	Corixidae	37,5	5,13	26,67	3,3
	Nabidae	25	3,42	20	2,48
	Pentatomidae*	37,5	5,13	13,34	1,65
	No id	18,75	2,56	46,67	5,78
O. Diptera					
SubO. Brachicera	Muscidae	0	0	6,67	0,83
	No id	75	10,26	60	7,44
SubO. Nematocera	Culicidae	18,75	2,56	6,67	0,83
	Tipulidae*	6,25	0,85	0	0
	No id	25	3,42	53,34	6,61
O. Hymenoptera	No id	6,25	0,85	13,34	1,65
O. Neuroptera	Hemerobiidae	25	3,42	20	2,48
O. Orthoptera	No id	18,75	2,56	0	0
SubC. Acari	No id	56,25	7,69	46,67	5,78



**Figura 11.** Distribución de porcentajes de ocurrencias (%O) para las diferentes categorías consumidas por *M. molossus* y *E. furinalis* en la localidad de Paso Pache. Las mismas fueron abreviadas para una mejor visualización de la figura, por detalles ver Tabla 1 de este anexo. (\*) refiere a las familias que contienen especies que son consideradas de importancia agrícola por daños a cultivos.

**Tabla 13.** Porcentaje de ocurrencia (%O) y frecuencia relativa (%F) para los siete órdenes y la subclase consumidos por *M. molossus* y *E. furinalis* en la localidad de Paso Pache.

Orden o SubCl.	<i>M. molossus</i>		<i>E. furinalis</i>	
	%O	%F	%O	%F
O. Coleoptera	93,75	23,81	100	24,59
O. Lepidoptera	50	12,70	80	19,67
O. Hemiptera	68,75	17,46	73,33	18,03
O. Diptera	75	19,05	73,33	18,03
O. Neuroptera	25	6,35	20	4,92
O. Hymenoptera	6,25	1,59	13,33	3,28
O. Orthoptera	18,75	4,76	0	0
Subcl. Acari	56,25	14,29	46,67	11,47

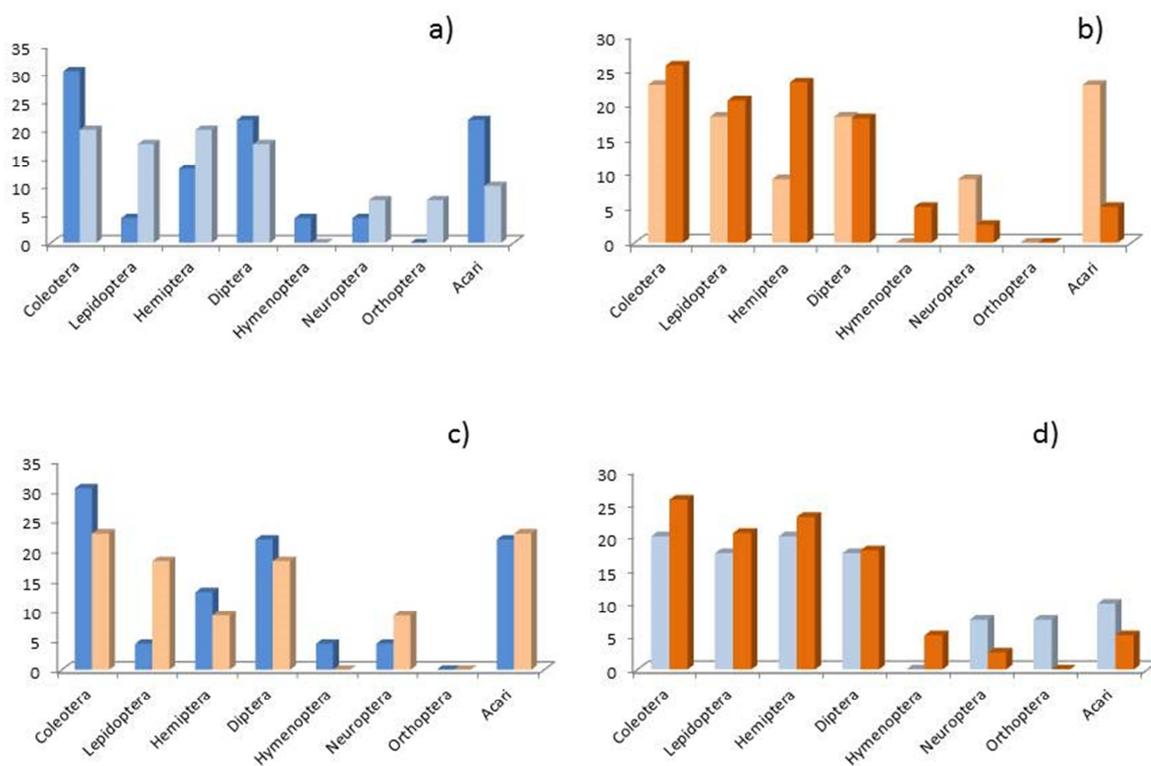
## 9.5. Anexo 5. Variaciones estacionales en la dieta de *M. molossus* y *E. furinalis*

**Tabla 14.** Porcentaje de ocurrencia (%O) y frecuencia relativa (%F) para los ítems consumidos por *M. molossus* y *E. furinalis* discriminado por estación en la localidad de Paso Pache. Se detallan las familias identificadas dentro de cada orden. En los casos donde la familia no pudo ser identificada se denota con "No id". (\*) señala las familias que contienen especies que son consideradas de importancia agrícola y forestal.

Orden	Familia	<i>M. molossus</i>				<i>E. furinalis</i>			
		Primavera		Verano		Primavera		Verano	
		%O	%F	%O	%F	%O	%F	%O	%F
O. Coleoptera	Carabidae	42,86	7,14	0	0	100	11,63	30	3,85
	Dytiscidae	42,86	7,14	55,56	6,67	0	0	20	2,56
	Curculionidae	14,29	2,38	0	0	60	6,98	20	2,56
	Hydrophilidae	14,29	2,38	44,44	5,33	20	2,33	30	3,85
	Scarabaeidae	100	16,67	66,67	8,00	100	11,63	30	3,85
	Elateridae	28,57	4,76	0	0	80	9,30	20	2,56
	No id	85,71	14,29	55,56	6,67	100	11,63	100	12,82
O. Lepidoptera	No id	14,29	2,38	77,78	9,33	80	9,30	80	10,26
O. Hemiptera	Cercopidae	0	0	0	0	0	0	10	1,28
	Cicadellidae	0	0	66,67	8	0	0	70	8,97
	Delphacidae	0	0	44,44	5,33	20	2,33	50	6,41
	Corixidae	28,57	4,76	44,44	5,33	0	0	40	5,13
	Nabidae	0	0	44,44	5,33	0	0	30	3,85
	Pentatomidae	14,29	2,38	55,56	6,67	0	0	20	2,56
	No id	42,86	7,14	0	0	40	4,65	50	6,41
O. Diptera									
SubO. Brachicera	Muscidae	0	0	0	0	0	0	10	1,28
	No id	71,43	11,90	77,78	9,33	80	9,30	50	6,41
SubO. Nematocera	Culicidae	0	0	33,33	4	0	0	10	1,28
	Tipulidae	0	0	11,11	1,33	0	0	0	0
	No id	0	0	44,44	5,33	40	4,65	60	7,69
O. Hymenoptera	No id	14,29	2,38	0	0	0	0	20	2,56
O. Neuroptera	Hemerobiidae	14,29	2,38	33,33	4	40	4,65	10	1,28
O. Orthoptera	No id	0	0	33,33	4	0	0	0	0
SubCl. Acari	No id	71,43	11,90	44,44	5,33	100	11,63	20	2,56

**Tabla 15.** Porcentaje de ocurrencia (%O) y frecuencia relativa (%F) para los siete órdenes y la subclase consumidos por *M. molossus* y *E. furinalis* en la localidad de Paso Pache discriminados por estación.

Orden o SubCl.	<i>M. molossus</i>				<i>E. furinalis</i>			
	Primavera		Verano		Primavera		Verano	
	%O	%F	%O	%F	%O	%F	%O	%F
Coleoptera	100	30,43	88,89	20	100	22,73	100	25,64
Lepidoptera	14,29	4,35	77,78	17,50	80	18,18	80	20,51
Hemiptera	42,86	13,04	88,89	20	40	9,09	90	23,08
Diptera	71,43	21,74	77,78	17,50	80	18,18	70	17,95
Hymenoptera	14,29	4,35	0	0	0	0	20	5,13
Neuroptera	14,29	4,35	33,33	7,50	40	9,09	10	2,56
Orthoptera	0	0	33,33	7,50	0	0	0	0
Acari	71,43	21,74	44,44	10	100	22,73	20	5,13



**Figura 12.** Se muestra la distribución de frecuencias relativas (%F) para los diferentes ítems consumidos por *M. molossus* y *E. furinalis*. **a)** ítems consumidos por *M. molossus*, en azul: primavera y en celeste: verano. **b)** ítems consumidos por *E. furinalis*, en salmón: primavera y en anaranjado: verano. **c)** ítems consumidos por ambas especies en primavera, en azul *M. molossus* y en salmón *E. furinalis*. **d)** ítems consumidos por ambas especies en verano, en celeste *M. molossus* y en anaranjado *E. furinalis*.