



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

**MORCEGOS EM PAISAGENS FRAGMENTADAS NA  
AMAZÔNIA: UMA ABORDAGEM EM MÚLTIPLAS ESCALAS**

ANA CAROLINA MOREIRA MARTINS

BRASÍLIA, SETEMBRO DE 2016

**MORCEGOS EM PAISAGENS FRAGMENTADAS NA AMAZÔNIA:  
UMA ABORDAGEM EM MÚLTIPLAS ESCALAS**

ANA CAROLINA MOREIRA MARTINS

TESE APRESENTADA AO PROGRAMA DE  
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, DO  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DA  
UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA, COMO PARTE  
DOS REQUISITOS PARA OBTENÇÃO DO  
TÍTULO DE DOUTORA EM ECOLOGIA.

ORIENTADOR: PROF. DR. JADER MARINHO-FILHO

BRASÍLIA, SETEMBRO DE 2016



**Universidade de Brasília**

Instituto de Ciências Biológicas

Departamento de Ecologia

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Tese de Doutorado

Ana Carolina Moreira Martins

Título:

**Morcegos em paisagens fragmentadas na Amazônia: uma abordagem em múltiplas  
escalas**

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Jader Marinho-Filho

Presidente / Orientador

ZOO/UnB

Prof. Dr. Paulo E. D. Bobrowiec

Membro Titular

INPA

Prof. Dr. Mario Almeida-Neto

Membro Titular

ECO/UFG

Prof. Dr. Ricardo Bomfim Machado

Membro Titular

ZOO/UnB

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini

Membro Titular

ZOO/UnB

Brasília, 06 de Setembro de 2016

*Para Salvador e Marta*

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Dr. Jader Marinho-Filho que me acompanha desde o mestrado, sempre acreditando e incentivando que eu alcançasse voos cada vez mais altos. Por apoiar minhas escolhas em temas desafiadores na Ecologia, e por me encorajar em momentos difíceis, com sua vasta experiência e motivação. Jader enriqueceu minha experiência de Doutorado, promovendo um ambiente tranquilo e profissional dentro do laboratório e incentivando colaborações com pesquisadores de outros departamentos e instituições. Como resultado dos seis anos sob sua orientação, evolui como pesquisadora, com pensamento mais crítico, mais foco nas minhas pesquisas e com sólidas colaborações para meu futuro profissional.

Aos Drs. Michael R. Willig e Steven J. Presley que me influenciaram com suas pesquisas com multi-escalas e metacomunidades desde meus tempos de mestrado. Agradeço por todas as reuniões, conversas e discussões sobre as análises e teorias, dos meus quatro capítulos, e por permitirem que meu estágio doutoral na Universidade de Connecticut tenha sido uma experiência fantástica, tanto profissional, quanto de vida.

Aos membros da banca, por aceitarem a dura missão de ler todas essas páginas. Se eu, autora que sou fascinada pelo trabalho e temática, fiquei esgotada em escrevê-lo; você que leu essas 160 páginas para que meu trabalho possa melhorar, tem minha eterna consideração, e espero que possamos tomar umas cervejas juntos ao fim do dia.

Aos parceiros de campo: Bárbara Zimbres, Ingrid de Matos e Vivian; parceiros morcególogos Danilo Fortunato e Sérgio Lopes; aos que foram para aprender um pouco de morcegos e Amazônia, Fernanda Marins, Ramatis Scarponi e João Lucas Franco; aos que já sabem tudo de Amazônia e sempre viveram lá, meus guias e assistentes de campo: Alex, Tatão e Sr. Geraldo.

Aos novos amigos que nos receberam de portas abertas ao chegarmos pela primeira vez em Alta Floresta, o casal Lina e Pedro, sem vocês o início teria sido mais difícil.

À todos os proprietários que autorizaram essa pesquisa em suas propriedades e que receberam a equipe prontamente, fornecendo informações e muitas vezes até mostrando a área. E devo um agradecimento especial ao Sr. Romildo, que emprestava até o trator para chegarmos até as matas do fundo da propriedade, onde o carro não alcançava. À

CEPLAC (Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira) de Alta Floresta, por permitir que coletasse em sua área.

Aos amigos da Unb, que me aconselharam em qualquer momento da tese, nos desesperos e nas alegrias, na estatística e na bebedeira, Samuel, Gabriel, Leo Machado, Narjara, Pedro, Eliécer, Raymundo (que está na Bahia, mas já foi UnB), Neander, Luane, Tatá, Reuber, Ricardo, Jú Ribeiro, Renatinha, Xexa, Fred, Angelita, Camila, Dani Behs. Em especial, à Tatá, Babi, Vivian e Ingrid, minhas confidentes e psicólogas; e à Clarisse Resende, amiga e revisora desta tese. Obrigada!

Aos amigos que ajudaram em outros momentos dessa jornada, cuidando da casa e dos cachorros quando moramos nos Estados Unidos, Aline e Guilherme; cuidando do transporte escolar da Emília quando precisei viajar, Fernanda e Leo.

Ao CNPq pela bolsa de doutorado e à CAPES pela bolsa de doutorado sanduíche que me permitiu realizar parte das análises na Universidade de Connecticut. Aos financiamentos da Rufford Small Grants, Idea Wild e FAP-DF.

Aos colegas do laboratório do Prof. Mike Willig, Laura Cisneros, Brian Klingbeil, Jason Lech e Anna Sjodin, que foram sempre tão prestativos e solidários me ajudando em cada passo, desde documentos para alugar apartamento, com conversas sobre análises e novos artigos, com *get togheters*, *potlucks*, *american barbecues*, *game parties* e com a amizade. Em especial agradeço ao casal Laura e Jason por me receber em sua casa, por serem meu melhor *welcome*, e ainda emprestarem o Toyota que estava enterrado na neve. Obrigada!

À Caryne Braga, minha parceira na vida das metacomunidades e no Doutorado Sanduíche nos EUA, que me ajudou a desvendar as análises estatísticas naqueles meses e se tornou meu braço direito e confidente lá em Winterfell, quer dizer Connecticut.

À minha família, Eduardo, Emília e Izabel, que sempre estiveram a postos para me dar uma, duas, todas as mãos quando precisei de ajuda e apoio. Obrigada pela paciência e pelo amor incondicional!!!

E, por último, às duas pessoas que são minhas raízes, mas se foram sem se despedir durante meu doutorado, e não verão o final desta tese, nem o diploma de Doutora em Ecologia, nem as próximas batalhas que irei travar na Ciência e na Vida: meu pai Salvador e minha avó Marta. Gostaria que vocês pudessem me ver agora.

## Resumo

A degradação de florestas tropicais tem reduzido o percentual de habitat de qualidade, criando paisagens fragmentadas e desmatadas. Estas alterações na paisagem causam muitos ajustes na distribuição, abundância e capacidade de cada espécie de persistir em uma determinada área. Devido aos vários serviços ecossistêmicos desempenhados pelos morcegos como dispersores de sementes, polinizadores e predadores, estes animais contribuem para o funcionamento dos ecossistemas florestais. Neste contexto, é importante entender como estes prestadores de serviços ecossistêmicos reagem às alterações antrópicas, em diversas escalas de análise, sejam elas espaciais (variáveis locais como estrutura da vegetação ou de paisagem), temporais (efeito da sazonalidade) ou em níveis ecológicos (populações, métricas de comunidade, diversidades filogenética e taxonômica). Para isso, morcegos foram coletados em 24 sítios florestados de 2013 a 2014 (amostragens de 6 horas/noite, 12 redes de neblina [12 x 2,6 m], 4 noites/sítio [durante estações seca e chuvosa], esforço amostral de 8640 m<sup>2</sup>.h/sítio). A área de estudo consiste de uma paisagem fragmentada de 100 km<sup>2</sup> no município de Alta Floresta, norte do estado do Mato Grosso, Brasil. A paisagem compreende quatro classes de uso do solo: floresta (habitat), matriz (tipicamente pastagem), vegetação arbustiva e vegetação secundária. A estrutura da paisagem foi quantificada (tamanho do fragmento; quantidade de floresta; características do habitat, da matriz, ou de toda a paisagem), assim como a estrutura da vegetação (densidade, altura e área basal das árvores, densidade de sub-bosque e abertura de dossel).

No capítulo 1, o objetivo foi compreender como a diversidade e as populações de morcegos (14 espécies mais abundantes) são afetadas por variações na estrutura da vegetação em florestas fragmentadas. O modelo para abundância total, diversidade taxonômica (diversidade de espécies e dominância) e diversidade filogenética foram significativos, apresentando relação positiva com a altura e área basal das árvores, e relação negativa com a abertura de dossel. Em nível populacional, a abundância dos frugívoros (*Carollia perspicillata*, *Rhinophylla pumilio*, *Artibeus planirostris*, *A. obscurus*, *A. lituratus*, *Uroderma bilobatum*) e nectarívoros (*Lonchopylla thomasi*, *Glossophaga soricina*) foi relacionada à estrutura da vegetação. Alguns frugívoros de sub-bosque exibiram relações negativas com altura das árvores, optando por florestas mais jovens, enquanto alguns frugívoros de dossel preferiram florestas com dossel fechado. Dos nectarívoros, *L. thomasi* foi mais abundante em florestas mais maduras (relação negativa com densidade de árvores), enquanto *G. soricina* foi mais abundante em áreas com dossel mais aberto e reduzidas áreas basais (i.e., florestas em estágio sucessional inicial). Consequentemente, órgãos governamentais deveriam continuar a priorizar a conectividade florestal e tamanhos de fragmentos, mas também deveriam considerar idade e estrutura das florestas locais. Em geral, áreas protegidas com grandes árvores e dosséis fechados aumentam a persistência de polinizadores e dispersores de semente.

No capítulo 2, aumentamos a escala de análise espacial, procurando entender como as populações dos morcegos são afetadas pela fragmentação da paisagem. As

respostas às características da paisagem foram detectadas para as populações das 14 espécies mais abundantes e representativas em um gradiente ambiental de perda florestal. Usamos uma abordagem de múltiplas hipóteses concorrentes em uma seleção de modelos por AIC, com o objetivo de descobrir quais características da paisagem importam para estas populações de morcegos. Este processo foi reproduzido para 5 escalas de análise com raio de 1, 2, 3, 4 e 5 km, porque as espécies de morcegos têm diferentes estratégias de forrageio. Os morcegos exibiram diferentes respostas a essa paisagem fragmentada: 1) O maior frugívoro de dossel, *Artibeus lituratus*, respondeu à paisagem desde a menor escala local até a maior, mas não se mostrou dependente de grandes áreas florestadas em algumas escalas (2, 3 e 4 km). Entretanto, tem relações positivas com a diversidade da paisagem; 2) *Artibeus obscurus* apresentou abundância associada a cobertura florestal em escala local; 3) *Glossophaga soricina*, um nectarívoro que realiza um serviço ecossistêmico-chave, esteve associado à paisagens mais heterogêneas em escala local, exibindo relações negativas com a quantidade de matriz (2 km) e isolamento das manchas de floresta (3 km); 4) *Lophostoma silvicola*, que auxilia no controle de populações de artrópodes, apresentou respostas somente em uma escala de 5 km, com maior abundância relacionada à matriz e vegetação arbustiva. Concluindo, alguns morcegos são sensíveis ao desmatamento e outros não, e suas repostas à alteração do habitat variam entre as espécies e com a escala espacial.

No capítulo 3, na mesma escala espacial, avaliamos como a diversidade dos morcegos é afetada por variações em uma paisagem fragmentada. As respostas às características da paisagem foram testadas para riqueza, abundância total, equitabilidade, dominância, raridade, diversidade taxonômica, e diversidade filogenética de morcegos filostomídeos. Aqui, foi usada a mesma metodologia estatística e as mesmas variáveis do capítulo 2. As dimensões de diversidade e abundância apresentaram relações variadas com as métricas da paisagem e dependente de escalas, as demais métricas não apresentaram um padrão. Diversidade taxonômica e filogenética respondem positivamente à área de floresta em escala local. A abundância apresentou respostas em todas as escalas e muito diferenciadas, o que demonstra as formas complexas em que perturbação antrópica pode afetar cada espécie de morcego. O estudo reforça a ideia da relação espécie-área, já que a quantidade de habitat é um determinante da diversidade taxonômica e filogenética de morcegos em áreas fragmentadas da Amazônia.

No capítulo 4, apresentamos o uso de uma nova e eficiente abordagem para entender quais são os fatores estruturadores de comunidades (Análise de Elementos de Metacomunidade (AEM) associada à partição de variância) que permite descobrir um gradiente ambiental latente que afeta em particular a estrutura de uma metacomunidade e a variação na composição de espécies entre os sítios. Assim, na AEM, foram avaliadas coerência, troca de espécies, e coincidência de limites de distribuição, para identificar a estrutura emergente de metacomunidades. Também foi estimada a importância relativa das características da paisagem na composição de espécies de morcegos usando a partição de variância, apenas na escala de 1 km. Análises foram conduzidas para todos

os morcegos e para duas grandes guildas (herbívoros e carnívoros), nas duas estações (seca e chuvosa). Foi avaliado se a estrutura da metacomunidade era consistente com um gradiente de paisagem via Correlação de Spearman. Através da Partição de Variância, baseada em quatro partições (Composição e Configuração do Habitat e das Classes de Matriz), exploramos como a composição de morcegos (identidade das espécies e abundâncias) respondem à variação na paisagem. As metacomunidades baseadas em todos os morcegos e somente animalívoros evidenciaram uma estrutura aleatória. Em contraste, a distribuição de herbívoros (nectarívoros e frugívoros) indicou uma estrutura *Quasi-Clemensiana*, sugerindo que a maioria das espécies está respondendo ao mesmo gradiente ambiental latente. Esta organização ocorre porque espécies que formam agrupamentos utilizam recursos semelhantes. A metacomunidade não foi associada a nenhum gradiente ambiental latente. Entretanto, a metacomunidade de herbívoros foi associada com a latitude (Correlação de Spearman = 0,4;  $p = 0,051$ ), um substituto para distância das populações-fonte ao norte da área de estudo (grande maciço de florestas não perturbadas). A variação na composição de espécies de herbívoros (ponderada pela abundância) foi associada com a variação das características da paisagem (Modelo Global=  $p = 0,092$ ;  $R^2_{aj} = 0,46$ ), principalmente devido a Composição do Habitat ( $p = 0,036$ ;  $R^2_{aj} = 0,51$ ). A metacomunidade de herbívoros mostrou resposta significativa à composição de habitat (quantidade e densidade de fragmentos florestais), quando a presença foi ponderada pela abundância. Esses resultados indicam que comunidades em uma paisagem fragmentada próxima a uma extensa área de floresta preservada não sofrem extinções locais, mas a abundância das espécies se altera em resposta à fragmentação e perda de habitat.

## Abstract

The degradation of tropical forests has reduced the amount of high-quality habitat, creating deforested and fragmented landscapes. These changes in landscape cause many shifts in distribution, abundance, and ability of each species to persist in an area. Because seed dispersers, pollinators, or top predators, such as bats, contribute to the structure and function of forests, it is important to understand how these ecosystem services respond to anthropogenic changes at several scales of analysis, whether spatial (local variables such as vegetation structure or landscape metrics), temporal (seasonal effects), or ecological levels (populations, community metrics, phylogenetic and taxonomic diversity). We collected bats from 24 forested sites in 2013 and 2014 (sampling six hours per night, with 12 mist nets [12 x 2.6 m], 4 nights/site (during dry and wet seasons), with a total effort of 8640 m<sup>2</sup>.h/site). The study area was a 100 km<sup>2</sup>-fragmented landscape in southern Amazonia, northern Mato Grosso State, Brazil. This landscape comprises four land use classes: forest, matrix (typically pasture), shrubby vegetation, and disturbed areas. Landscape attributes were determined (patch size; forest amount; habitat, matrix or landscape characteristics), and we quantified vegetation structure (density, height and basal area of trees, density of understory and canopy openness).

In chapter 1, the aim was to understand how the population (14 more abundant species) and biodiversity of bats were affected by variation in vegetation structure in fragmented forests. The models for total abundance, taxonomic diversity (species diversity and dominance), and phylogenetic diversity were significant, positively associated with tree height and basal area, and negatively associated with canopy openness. At the population level, frugivores (*Carollia perspicillata*, *Rhinophylla pumilio*, *Artibeus planirostris*, *A. obscurus*, *A. lituratus*, *Uroderma bilobatum*) and nectarivores (*Lonchopylla thomasi*, *Glossophaga soricina*) abundances were significantly related to vegetation structure. Abundances of some understory frugivores exhibited negative relationships with tree height (and consequently forest age), whereas abundances of canopy frugivores were highest in closed-canopy forests. Among the nectarivores, *L. thomasi* was more abundant in older forests (negative relationship with density of trees), whereas *G. soricina* was more abundant in areas with low canopies and low basal area (i.e., earlier successional forest). Consequently, government agencies should prioritize local forest age and structure, in addition to forest connectivity and patch size. In general, protecting areas with large trees and closed canopies enhances the persistence of pollinators and seed dispersers.

In chapter 2, we increased the spatial scale of analysis, trying to understand how bat abundance is affected by landscape fragmentation. The responses to landscape features were detected for fourteen populations of phyllostomid bats along an environmental gradient of forest loss. We have used a multiple hypothesis approach using model selection by AIC, with the aim of assessing which landscape attributes matter most to bat populations. This procedure was conducted at five scales with radii of 1, 2, 3, 4 and 5 km, because bat species have different foraging strategies. Bats

showed different responses to landscape fragmentation: the greater canopy frugivore *Artibeus lituratus* did not require huge amounts of forest, but had positive associations with landscape diversity (2, 3 and 4 km); *Artibeus obscurus* was more abundant in highly forested sites, but at the 2-km scale this species chose a less forested landscape; *Glossophaga soricina*, a nectarivore that plays a key ecosystem role, preferred a more heterogeneous landscape at local scales, presenting a negative relationship with matrix amount (2 km) and forest isolation (3 km); and *Lophostoma silvicola*, that seems to control arthropod populations, showed landscape associations only at the 5-km scale, with greater abundances related to matrix and shrub vegetation amount. In conclusion, some of these bats were sensitive to deforestation and other not, their response to habitat modification varying among species and with spatial scale.

In chapter 3, at the same spatial scale, and increasing the taxonomic scale, we evaluated how bat diversity is affected by variations in a fragmented landscape. Responses to landscape features were tested for richness, total abundance, evenness, dominance, rarity, taxonomic diversity, and phylogenetic diversity of phyllostomid bats. Here we used the same statistical analyses and the same variables as in Chapter 2. Bat diversity and abundance presented different relationships with the landscape metrics, and are scale dependent, while the other community metrics were unassociated with landscape attributes. Taxonomic and phylogenetic diversity were positively associated with forest area at local scales. Total abundance presented different responses at all spatial scales, which shows the complex ways in which human disturbance can affect each bat species. The study reinforces the classical idea of the species-area relationship, since the amount of habitat is a determinant of the taxonomic and phylogenetic diversity of bats in fragmented areas of the Amazon.

In chapter 4, we presented the use of a new and effective approach to understand which factors are structuring the communities, elements of metacommunity structure (EMS) associated with Variance Partitioning. This approach allows the uncovering of a latent environmental gradient that particularly affect metacommunity structure and the variation of species composition among sites. Thus, using the EMS, based on presence–absence data, were evaluated coherence, species turnover, and range boundary clumping to identify the emergent bat metacommunity structure. Moreover, we assessed the relative importance of landscape characteristics on bat species composition using variance partitioning, at the scale of 1 km only. Analyses were conducted for all bats and for two broad feeding guilds (herbivores and animalivores). Using landscape metrics (number of patches, total area, edge density, mean patch size, shape index, proximity index, mean nearest neighbor) we evaluated whether the metacommunity structure was consistent with a local landscape gradient using Spearman correlations. By means of a Variance Partitioning Analysis, based on four partitions (i.e. Composition and Configuration for Habitat/Forest and Matrix Classes), we explored how bat composition (identity of species and their abundance) responded to variation in the landscape structure. The metacommunities based on all bats and only animalivores evinced a random structure at the local scale. In contrast, herbivores (nectarivores and

frugivores) evinced a *Quasi*-Clementsian structure, suggesting that most species are responding to the same environmental gradient. This pattern arises because species that form clusters have similar resource requirements. Metacommunities' scores were not associated with any latent environmental gradient. However, the herbivorous metacommunity was associated with latitude (Spearman Correlation = 0.4;  $p = 0.051$ ), a surrogate for distance from source populations in the North of the study area (massive block of undisturbed forest). Variation in herbivorous species composition (weighted by abundance) was associated with variation in Landscape characteristics (Global Model  $p = 0.092$ ,  $R^2_{adj} = 0.46$ ), mostly due to Habitat Composition ( $p = 0.036$ ,  $R^2_{adj} = 0.51$ ). However, the herbivores metacommunity showed a significant response to habitat composition (amount and density of forest areas), when presence was weighted by abundance. These outcomes indicate that communities in fragmented landscapes in close proximity to extensive undisturbed forests do not present local extinctions, but species abundances do change in response to fragmentation and habitat loss in the landscape.

## SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS .....	5
Resumo .....	7
Abstract.....	10
SUMÁRIO DE FIGURAS .....	16
SUMÁRIO DE TABELAS .....	17
SUMÁRIO DE APÊNDICES .....	19
Introdução Geral.....	22
Referências .....	29
1. EFEITOS DA ESTRUTURA FLORESTAL NA ABUNDÂNCIA, DIVERSIDADE TAXONOMICA E FILOGENÉTICA DE MORCEGOS NA AMAZÔNIA .....	34
Resumo .....	35
Abstract.....	36
1.1. Introdução.....	37
1.2. Materiais e Métodos .....	39
Área de Estudo. ....	39
Captura dos animais. ....	41
Variáveis Resposta. ....	41
Variáveis de vegetação.....	42
Análises Estatísticas. ....	43
1.3. Resultados.....	44
1.4. Discussão .....	51
1.5. Referências .....	54
2. PAISAGENS QUE SUPORTAM A PERSISTÊNCIA DE MORCEGOS EM ÁREAS FRAGMENTADAS DA AMAZÔNIA.....	64
Resumo .....	65

Abstract.....	66
2.1. Introdução.....	67
2.2. Materiais e Métodos .....	69
Área de Estudo .....	69
Captura dos animais .....	70
Variáveis Resposta .....	71
Variáveis de paisagem.....	72
Análises Estatísticas .....	73
2.3. Resultados.....	75
2.4. Discussão.....	78
2.5. Referências .....	86
2.6. Material Suplementar .....	95
3. HABITATS FRAGMENTADOS NA AMAZÔNIA: O QUE AFETA A DIVERSIDADE DE MORCEGOS?.....	102
Resumo .....	103
Abstract.....	104
3.1. Introdução.....	105
3.2. Materiais e Métodos .....	108
Área de Estudo.....	108
Captura dos animais .....	109
Variáveis Resposta .....	110
Variáveis de paisagem.....	111
Análises Estatísticas .....	112
3.3. Resultados.....	114
3.4. Discussão.....	118
3.5. Referências .....	121
3.6. Material Suplementar .....	128

4. ESTRUTURA DE METACOMUNIDADE DE MORCEGOS EM PAISAGEM FRAGMENTADA NO SUL DA AMAZÔNIA.....	136
Resumo .....	137
Abstract.....	138
4.1. Introdução.....	139
4.2. Materiais e Métodos .....	142
Área de Estudo .....	142
Captura dos animais .....	143
4.2.3. Análises Estatísticas .....	144
4.2.3.1. Análise de Elementos da Metacomunidade (AEM) .....	144
Coerência.....	145
Substituição de Espécies (Turnover).....	146
Coincidência de Limites de Distribuição de Espécies (Range Boundary Clumping). .....	147
4.2.3.2 Análises da relação entre variáveis ambientais e a ocorrência espécies da metacomunidade.....	147
4.3. Resultados.....	149
4.4. Discussão.....	151
4.5. Referências .....	154
4.6. Material Suplementar .....	159
5. CONCLUSÕES .....	161

## SUMÁRIO DE FIGURAS

Figura 1-1. Área de Estudo no município de Alta Floresta, norte do estado do Mato Grosso e os 24 sítios amostrais e classes de cobertura do solo. ....	40
Figura 2-1. Área de Estudo no município de Alta Floresta, norte do estado do Mato Grosso e os 24 sítios amostrais com as cinco escalas focais de análise de paisagem (1- 5 km) e classes de cobertura do solo. ....	70
Figura 2-2. Abundância relativa das espécies de morcegos nos 24 sítios amostrados no sul da Amazônia. ....	76
Figura 2-3. Frequência e sinal do efeito de cada variável de paisagem sobre a abundância das 14 espécies de morcegos analisadas. ....	78
Figura 3-1. Área de Estudo no município de Alta Floresta, norte do estado do Mato Grosso, classes de cobertura do solo, sítios amostrais e suas respectivas áreas circulares utilizadas na análise de múltiplas escalas. ....	109
Figura 3-2. Frequência e sinal do efeito de cada variável de paisagem sobre a abundância total de morcegos em cada comunidade analisada na região de Alta Floresta, MT, Brasil, entre 2013 e 2014. ....	118
Figura 4-1. Área de Estudo no município de Alta Floresta, norte do estado do Mato Grosso e os 24 sítios amostrais e classes de cobertura do solo. ....	143
Figura 4-2. Representação da abordagem hierárquica com base na análise de elementos de estrutura da metacomunidade e combinações de resultados consistentes com cada uma das seis estruturas idealizadas (Leibold & Mikkelson 2002), três padrões de perda de espécies para subconjuntos aninhados, seis <i>Quasi</i> -estruturas e estruturas de compartimentos dentro distribuições Clementsianas. Caixas indicam resultados estatísticos; elipses indicam a direção turnover não-significativo. Traduzida e modificada de Presley et al. 2010. ....	146
Figura 4-3. Representação gráfica da reordenação das espécies nos sítios de amostragem, segundo escores da Análise de Metacomunidade. ....	150
Figura 4-4. Diagrama de Venn indicando a fração de explicação exclusiva e compartilhada das quatro partições das métricas de paisagem (Análise de Partição de Variância) na composição de morcegos herbívoros. Valores indicados representam o $R^2$ ajustado para cada partição. ....	151

## SUMÁRIO DE TABELAS

Tabela 1-1. Composição de 24 comunidades de morcegos filostomideos no sul da Amazônia.....	45
Tabela 1-2. Parâmetros de comunidade de morcegos filostomideos e 14 populações mais abundantes de 24 sítios do sul da Amazônia. ....	46
Tabela 1-3. Parâmetros da estrutura florestal de 24 fragmentos no sul da Amazônia. ..	47
Tabela 1-4. Modelos (glmm com distribuição Poisson) que representam a relação entre as características estruturais da floresta e populações de morcegos. Os valores em negrito indicam o coeficiente de determinação ( $R^2$ ) ajustado para os modelos significativos.....	48
Tabela 1-5. Modelos que representam a relação entre as características estruturais da floresta e a diversidade de morcegos; com seus respectivos valores de $R^2$ ajustado para os modelos significativos. Variáveis: (S) Riqueza, (Abun) Abundância, (Shan) Diversidade Taxonômica (Índice de Shannon), (Equit) Equitabilidade, (Dom) Dominância, (Rar) Raridade, (PD) Diversidade Filogenética ponderada pela abundância. Tipos de modelos: glmm/P = Modelo misto generalizado com distribuição Poisson, lmm = modelo linear misto, glmm/G = Modelo misto generalizado com distribuição Gaussiana.....	49
Tabela 1-6. Modelos que representam a relação entre as características estruturais da floresta e a diversidade de morcegos para estações Chuvosa (C) e Seca (S); com seus respectivos valores de $R^2$ ajustado para os modelos significativos. Variáveis: (S) Riqueza, (Abun) Abundância, (Shan) Diversidade Taxonômica (Índice de Shannon), (Equit) Equitabilidade, (Dom) Dominância, (Rar) Raridade, (PD) Diversidade Filogenética ponderada pela abundância. Tipos de modelos: glmm/P = Modelo misto generalizado com distribuição Poisson, lmm = modelo linear misto, glmm/G = Modelo misto generalizado com distribuição Gaussiana.....	49
Tabela 1-7. Modelos que representam a relação entre as características estruturais da floresta e a diversidade de morcegos para duas grandes guildas alimentares herbívoros (H) e Animalívoros (A); com seus respectivos valores de $R^2$ ajustado para os modelos significativos. Variáveis: (S) Riqueza, (Abun) Abundância, (Shan) Diversidade Taxonômica (Índice de Shannon), (Equit) Equitabilidade, (Dom) Dominância, (Rar) Raridade, (PD) Diversidade Filogenética ponderada pela abundância. Tipos de modelos:	

glmm/P = Modelo misto generalizado com distribuição Poisson, lmm = modelo linear misto, glmm/G = Modelo misto generalizado com distribuição Gaussiana.....	50
Tabela 2-1. Métricas de paisagem, siglas e seus significados. CP são métricas de composição da paisagem e CF são métricas de configuração da paisagem. ....	73
Tabela 2-2. Múltiplas hipóteses concorrentes, com modelos lineares generalizados de efeito misto foram usados (Glmer) para testar quais características da paisagem subsidiam a persistência de 14 espécies de morcegos na região. ....	74
Tabela 2-3. Lista de espécies de morcegos filostomideos mais abundantes, número total de indivíduos por espécie em cada sítio amostrado em uma área no sul da Amazônia. Guildas: FS (Frugívoro de Sub-bosque), FD (Frugívoro de Dossel), O (Onívoro), N (Nectarívoro). ....	75
Tabela 2-4. Modelos selecionados (em negrito) nas cinco escalas de análise, para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia.....	77
Tabela 3-1. Métricas de paisagem, siglas e seus significados. CP são métricas de composição da paisagem e CF são métricas de configuração da paisagem. ....	112
Tabela 3-2. Múltiplas hipóteses concorrentes, com modelos lineares generalizados de efeito misto (Glmer) foram usados para testar quais características da paisagem subsidiam a persistência de 14 espécies de morcegos na região de Alta Floresta, MT, Brasil, entre 2013 e 2014.....	114
Tabela 3-3. Lista de métricas de diversidade de morcegos filostomideos, em cada sítio amostrado na região de Alta Floresta, MT, Brasil, entre 2013 e 2014. Latitude (lat), Longitude (long), Riqueza (S), Abundância (Abun), Diversidade Taxonômica (TD), Equitabilidade (Even), Dominância (Dom), Raridade (Rar), Diversidade Filogenética ponderada pela abundância (PD).....	115
Tabela 3-4. Modelos selecionados (em negrito) nas 5 escalas de análise, para cada uma das métricas de diversidade de morcegos em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia, região de Alta Floresta, MT, Brasil, entre 2013 e 2014. ....	116
Tabela 4-1. Análise de Elementos da Metacomunidade com abordagem hierárquica, apresentando dados de coerencia, turnover e coincidência de limites das distribuições de especies para morcegos filostomideos, herbívoros e animalívoros em todas as estações. ....	150

## SUMÁRIO DE APÊNDICES

S 1. Modelos selecionados na escala de 1 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia. ....	95
S 2. Modelos selecionados na escala de 2 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes. Apenas nesta escala de análise, os modelos que apresentam a variável Cau (9, 10, 12, 13 e 15), foram penalizados pela autocorrelação com a variável Cam. Portanto os modelos não apresentaram a variável Cau na escala de 2km. ....	95
S 3. Modelos selecionados na escala de 3 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia. ....	97
S 4. Modelos selecionados na escala de 4 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia. ....	98
S 5. Modelos selecionados na escala de 5 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia. ....	99
S 6. Métricas de paisagem em cinco escalas para 24 sítios de uma área fragmentada no sul da Amazônia, já escalonadas por escore de Z e sob tratamento de resíduos que tira influência de área de floresta (Caf) sobre as outras métricas. ....	100
S 7. Lista de espécies de morcegos registrados em 24 sítios neotropicais (A1 – A24) de floresta Amazônica, no município de Alta Floresta - MT, entre 2013 e 2014. F representa a família: P = Phyllostomidae, V = Vespertilionidae, M = Molossidae, E = Emballonoridae, T = Thyropteridae. ....	128
S 8. Modelos selecionados na escala de 1 km (em negrito), para cada uma das 8 métricas de diversidade de morcegos registrados em 24 comunidades de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia, na região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014. Mod (modelo), K (número de parâmetros), AICc (Valor de AIC corrigido para amostras pequenas), AICcWt (peso de AIC para cada variável), Cum.Wt (Peso cumulativo de AIC), LL (Log-Verossimilhança). ....	129

S 9. Modelos selecionados na escala de 2 km (em negrito), para cada uma das 8 métricas de diversidade de morcegos em 24 comunidades de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia, na região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014. Mod (modelo), K (número de parâmetros), AICc (Valor de AIC corrigido para amostras pequenas), AICcWt (peso de AIC para cada variável), Cum.Wt (Peso cumulativo de AIC), LL (Log-Verossimilhança).....	130
S 10. Modelos selecionados na escala de 3 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia, na região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014. Mod (modelo), K (número de parâmetros), AICc (Valor de AIC corrigido para amostras pequenas), AICcWt (peso de AIC para cada variável), Cum.Wt (Peso cumulativo de AIC), LL (Log-Verossimilhança).....	131
S 11. Modelos selecionados na escala de 4 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia, na região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014. Mod (modelo), K (número de parâmetros), AICc (Valor de AIC corrigido para amostras pequenas), AICcWt (peso de AIC para cada variável), Cum.Wt (Peso cumulativo de AIC), LL (Log-Verossimilhança).....	132
S 12. Modelos selecionados na escala de 5 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia, na região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014. Mod (modelo), K (número de parâmetros), AICc (Valor de AIC corrigido para amostras pequenas), AICcWt (peso de AIC para cada variável), Cum.Wt (Peso cumulativo de AIC), LL (Log-Verossimilhança).....	133
S 13. Métricas de paisagem em cinco escalas para 24 sítios de uma área fragmentada no sul da Amazônia (região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014), já escalonadas por escore de Z e sob tratamento de resíduos que tira influência de área de floresta (Caf) sobre as outras métricas.....	134
S 14. Composição de espécies de morcegos filostomídeos em 24 sítios em paisagem fragmentada no sul da Amazônia. Guildas estão apresentadas separadamente: Herbívoros (H) e Animalívoros (A). .....	159

S 15. Métricas de paisagem em cinco escalas para 24 sítios de uma área fragmentada no sul da Amazônia, já escalonadas por escore de Z e sob tratamento de resíduos que tira influência de área de floresta (Caf) sobre as outras métricas. .... 160

## **Introdução Geral**

As alterações no uso da terra são um dos principais aspectos da mudança ambiental global, direcionando a perda de biodiversidade em ecossistemas terrestres (Meyer, Struebig & Willig 2016). Em geral, impactos da mudança do uso da terra sobre a biodiversidade são considerados mais imediatos do que os de mudança climática (Jetz, Wilcove & Dobson 2007). Os seres humanos têm alterado mais de 77% da biosfera terrestre (Ellis et al. 2010), transformando o mundo em uma intrincada colcha de retalhos que mescla ambientes naturais, terras agrícolas, pastagens e áreas urbanas. Metade desta área modificada é utilizada para a agricultura, e a outra é um mosaico de vegetação nativa inserida em terras alteradas para uso humano. A área total desta vegetação inserida no mosaico antrópico é maior do que aquelas sem impacto humano, levando a concluir que paisagens modificadas por humanos devem ser consideradas nas estratégias de conservação.

A alteração antrópica de grande parte dos ecossistemas naturais da Terra tem acelerado muito, principalmente nos países tropicais em desenvolvimento (Lee & Jetz 2008). Essas mudanças antrópicas nos ecossistemas globais vêm desencadeando o alvorecer de uma nova era geológica, o Antropoceno (Lewis & Maslin 2015). Uma das grandes causas dessas alterações é a crescente demanda global de alimentos e a atual trajetória de expansão agrícola, que terá graves consequências negativas em longo prazo para a preservação da biodiversidade do planeta (Laurance et al. 2011, Tilman et al. 2011). Principalmente nos países tropicais, a conversão de habitats naturais para agricultura e a pecuária é uma das maiores ameaças à biodiversidade (Phalan et al. 2013).

Uma das consequências da expansão agropecuária é a fragmentação de habitats, que se tornou o principal tema de pesquisa em biologia da conservação, como se pode

notar pela literatura crescente sobre o assunto (Fahrig 2003, Ewers & Didham 2006, Lindenmayer & Fischer 2007, Collinge 2009). Neste contexto, uma definição amplamente aceita de fragmentação de habitat é o processo em escala da paisagem pelo qual a perda de habitat resulta na subdivisão do habitat contínuo em manchas menores, que são isoladas umas das outras por uma matriz de habitat modificado (Didham 2010).

A bacia Amazônica apresenta mais da metade dos remanescentes de florestas tropicais do mundo e vem enfrentando altas taxas anuais de desmatamento (Laurance et al. 2011). Na Amazônia brasileira a fragmentação florestal em grande escala se iniciou, principalmente, a partir da década de 70, com atividades como queimadas, corte seletivo de madeira, assentamentos e principalmente a agropecuária. O desmatamento vem crescendo consideravelmente devido à expansão agrícola, rodoviária e pecuária e nos últimos anos devido também as instalações de grandes barragens de hidrelétricas na região (Laurance et al. 2011). A faixa amazônica do estado de Mato Grosso já apresentou a segunda maior taxa anual de desmatamento da Amazônia Legal, menor apenas que a do estado do Pará (PRODES, INPE 2011). Estas taxas estão associadas ao histórico de ocupação e sua principal atividade econômica, a pecuária extensiva.

Os morcegos são particularmente suscetíveis a alterações antrópicas por causa de sua taxa reprodutiva, longevidade e altas taxas metabólicas (Thomas & Speakman 2003, Barclay et al. 2004, Munshi-South & Wilkinson 2010). As mudanças globais no uso da terra são as principais ameaças identificadas pela IUCN às espécies de morcegos. Os morcegos são bons indicadores de biodiversidade e da saúde do ecossistema, respondendo a uma vasta gama de agentes estressores relacionados às mudanças ambientais (Jones et al. 2009). Muitas espécies de morcegos tropicais enfrentam um

futuro incerto e mostram tendência a declínios populacionais devido a muitas dessas ameaças (Kingston 2013).

Em uma recente revisão dos efeitos das alterações antrópicas no habitat de morcegos tropicais, Meyer e colaboradores avaliaram mais de 117 estudos com diversos tipos de matriz modificadas pelo homem, com complexidade estrutural e contraste variados, que iam desde florestas secundárias com baixo contraste, até agroflorestas, silvicultura, pastagens e campos agrícolas de alto contraste. Além disso, esse estudo também avaliou matrizes de água resultantes da construção de barragens (Meyer et al. 2016). O número de estudos neste tema cresce muito nos últimos 20 anos, a maior parte deles é Neotropical e focado na família Phyllostomidae, o que reflete o uso de redes de neblina para captura, pois morcegos não filostomídeos são sub-amostrados quando se utiliza essa técnica. O uso de técnicas bioacústicas de amostragem de morcegos neotropicais ainda é bastante limitado pela ausência de boas bibliotecas de sonogramas de grande número de espécies (Cunto & Bernard 2012, Harrison et al. 2012) o que eventualmente representa um viés na compreensão das respostas de morcegos tropicais a alterações do habitat.

Apesar das numerosas e crescentes tentativas para encontrar respostas consistentes de morcegos à fragmentação do habitat, até o momento existem poucas generalizações (Meyer et al. 2016). Em nível populacional, muitos estudos têm indicado que respostas da abundância à fragmentação são altamente espécie-específicas e guilda-específica. Segundo a revisão de Meyer et al. (2016), na região Neotropical, as abundâncias de morcegos animalívoros catadores (Pons & Cosson 2002, Meyer et al. 2008, Meyer & Kalko 2008) e insetívoros aéreos dependentes de floresta (Estrada-Villegas, Meyer & Kalko 2010) diminuem em resposta à fragmentação, enquanto

morcegos frugívoros e nectarívoros frequentemente têm sua abundância aumentada (Sampaio et al. 2003, Delaval & Charles-Dominique 2006, Meyer & Kalko 2008). Em nível de comunidades, estudos comparando áreas fragmentadas e floresta contínua em termos de riqueza, diversidade e composição de espécies, demonstraram respostas incongruentes (Cosson, Pons & Masson 1999, Schulze, Seavy & Whitacre 2000, Estrada & Coates-Estrada 2002, Faria 2006). Isto parece ser causado por diferenças no histórico de fragmentação e contraste entre fragmentos e a matriz nos sítios analisados, que dificultam ainda mais a detecção de padrões gerais.

Os primeiros estudos de fragmentação enfatizaram efeitos da área e isolamento, devido à influência da teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson 1967) na ecologia, ignorando influências da matriz desta paisagem (Meyer et al. 2016). A visão simplificada de paisagens descritas pela teoria de biogeografia de ilhas, pode ser útil em casos especiais (e.g. ilhas formadas por barragens), mas frequentemente não capta a influência de outros tipos de cobertura do solo na matriz circundante, e, portanto, não é amplamente aplicável a paisagens alteradas (Kupfer, Malanson & Franklin 2006). Atualmente, os estudos têm deixado de focar apenas o fragmento, para buscar respostas em escala da paisagem, considerando a matriz e os gradientes de qualidade de habitat nas respostas das espécies (Kupfer et al. 2006, Driscoll et al. 2013, Cisneros, Fagan & Willig 2015).

Respostas sólidas à composição ou à configuração da paisagem em nível de comunidades ou guildas de morcegos são mais difíceis de identificar em paisagens fragmentadas de florestas neotropicais cujas matrizes exibem um mosaico de classes de uso do solo (Gorresen & Willig 2004, Klingbeil & Willig 2009, Cisneros et al. 2015). A maior dificuldade em estudos de fragmentação e morcegos é que as respostas tendem a

ser altamente espécies-específicas, o que é muitas vezes negligenciado pelas métricas de diversidade quando estas são utilizadas para análises de comunidades (Klingbeil & Willig 2009). As populações de espécies de morcegos tropicais respondem de forma complexa à composição e configuração da paisagem (Gorresen & Willig 2004, Henry, Cosson & Pons 2007, Klingbeil & Willig 2009, 2010). As respostas de abundância de morcegos Phyllostomidae são escala-dependente, espécie-específicas, guilda-específicas e ainda diferem entre as estações do ano. Portanto, toda essa variação sugere um papel importante de variação espaço-temporal na abundância e diversidade de recursos alimentares (Klingbeil & Willig 2009, 2010, Cisneros et al. 2015).

Muitos estudos têm evidenciado que a dependência da escala é um padrão geral, em associações entre métricas de paisagem e respostas de morcegos, seja em nível de comunidade, população, guilda, ou espécie (Gorresen & Willig 2004, Henry et al. 2007, Meyer & Kalko 2008, Pinto & Keitt 2008, Klingbeil & Willig 2009, 2010, Cisneros et al. 2015). Respostas diferenciadas e dependentes de escala têm sido descritas desde habitats moderadamente fragmentados, na floresta amazônica (Klingbeil & Willig 2009) a ambientes altamente fragmentados como nas florestas remanescentes do Paraguai (Gorresen & Willig 2004). Na Amazônia, uma mudança na escala focal da resposta ocorre entre estações seca e chuvosa, o que pode estar associado a diferenças sazonais na abundância de alimentos e diversidade, e às restrições energéticas associadas à reprodução (Klingbeil & Willig 2010, Cisneros et al. 2015).

Os ambientes na matriz não são completamente hostis para as espécies e algumas delas são capazes de atravessar estes espaços antrópicos ou capazes de adquirir recursos deles (Kupfer et al. 2006, Perfecto & Vandermeer 2008). Assim, as respostas da biota para estas paisagens dependem de conectividade entre fragmentos de vegetação

nativa, ou da permeabilidade e disponibilidade de recursos destes ambientes antrópicos (Cisneros et al. 2015). Neste contexto, a heterogeneidade de paisagem no entorno do habitat parece ter forte influência sobre a estruturação de comunidades, pois a dispersão e a conectividade entre comunidades desempenham papéis decisivos na composição de espécies em paisagens alteradas. Desta forma, trabalhar com a abordagem de metacomunidades é uma escolha melhor para avaliar a estrutura de um conjunto de localidades do que as avaliações individuais de estrutura da comunidade local (Leibold & Mikkelsen 2002). Metacomunidade é um grupo de sítios que são potencialmente ligados por dispersão (Wilson 1992), e podem apresentar diversas estruturas como tabuleiro de damas, aninhada, clementsiana, gleasoniana, uniformemente espaçada ou aleatória (Leibold & Mikkelsen 2002).

Neste cenário, e com tantas evidências, é indispensável o uso de multi-escalas em estudos que buscam entender os efeitos da estrutura da paisagem sobre comunidades/assembleias de morcegos tropicais (Meyer et al. 2016). Mas, assim como já foi observado para aves tropicais (Banks-Leite, Ewers & Metzger 2013), a peculiaridade nas respostas de morcegos tropicais à paisagem, dificulta a identificação de um bom preditor de paisagem ou a escala ideal, que proporcionaria o melhor modelo preditivo em nível de comunidades (Meyer et al. 2016). Frente a estas dificuldades, Meyer et al. (2016) sugerem que em futuras investigações a respeito dos efeitos da fragmentação sobre a biota, seria importante discernir a importância relativa da quantidade de habitat e da configuração do habitat na estruturação das repostas das espécies, utilizando hipóteses de *threshold* de habitat (Fahrig 2003); buscar a tolerância relativa de diferentes espécies as alterações na configuração do habitat (Villard & Metzger 2014); obter a contribuição relativa da escala local (fragmento) e da escala de

paisagem na explicação dos padrões encontrados; realizar mais estudos em longo prazo para identificar o efeito da transformação da matriz ao longo do tempo sobre os animais; e realizar diferentes estudos que analisem o efeito de borda neste contexto.

Assim, o objetivo da tese foi avaliar como morcegos respondem à fragmentação e perda de habitat na Amazônia; desde escalas locais, avaliando efeitos da estrutura da vegetação até escalas de paisagem com múltiplas escalas (de 1 a 5 km de análises). Além disso, avaliamos as respostas de populações a guildas e parâmetros comunitários, incluindo respostas evolutivas da comunidade (diversidade filogenética) e análise de metacomunidades. O conceito de comunidade utilizada nesta tese é o conjunto de espécies que ocorrem em determinado espaço e tempo (Begon et al. 1990). No **Capítulo 1**, o objetivo foi compreender como a diversidade e as populações de morcegos (14 espécies mais abundantes) são afetadas por variações na estrutura da vegetação em florestas fragmentadas. No **Capítulo 2**, aumentamos a escala de análise espacial, usando uma abordagem de multi-escalas e múltiplas hipóteses concorrentes em uma seleção (AIC), com o objetivo de entender como as populações dos morcegos são afetadas pela fragmentação da paisagem. No **Capítulo 3**, com a mesma escala espacial, metodologia e conjunto de variáveis do capítulo 2, avaliamos como a diversidade dos morcegos é afetada por variações em uma paisagem fragmentada. As respostas às características da paisagem foram testadas para riqueza, abundância total, equitabilidade, dominância, raridade, diversidade taxonômica, e diversidade filogenética de morcegos filostomideos. No **Capítulo 4**, apresentamos o uso de uma nova abordagem para entender quais são os fatores estruturadores de comunidades, a Análise de Elementos de Metacomunidade (AEM) associada à partição de variância, com o objetivo de obter a estrutura de metacomunidade de morcegos filostomideos e das duas grandes guildas (herbívoros e

animalívoros), além de investigar se existe um gradiente ambiental latente que afete a estrutura das uma metacomunidades e a variação na composição de espécies.

## Referências

- BANKS-LEITE, C., EWERS, R.M. & METZGER, J.P. 2013. The confounded effects of habitat disturbance at the local, patch and landscape scale on understorey birds of the Atlantic Forest: Implications for the development of landscape-based indicators. *Ecological indicators*. 31: 82-88.
- BARCLAY, R.M., ULMER, J., MACKENZIE, C.J., THOMPSON, M.S., OLSON, L., MCCOOL, J., CROPLEY, E. & POLL, G. 2004. Variation in the reproductive rate of bats. *Canadian Journal of Zoology*. 82 (5): 688-693.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. *Ecology: individuals, populations and communities*. 2d ed. Blackwell Scientific, Cambridge, Massachusetts.
- CISNEROS, L.M., FAGAN, M.E. & WILLIG, M.R. 2015. Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions*. 21 (5): 523-533.
- COLLINGE, S.K. 2009. *Ecology of fragmented landscapes*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- COSSON, J.-F., PONS, J.-M. & MASSON, D. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. 15 (4): 515-534.
- CUNTO, G.C. & BERNARD, E. 2012. Neotropical bats as indicators of environmental disturbance: what is the emerging message? *Acta Chiropterologica*. 14 (1): 143-151.
- DELAVAL, M. & CHARLES-DOMINIQUE, P. 2006. Edge effects on frugivorous and nectarivorous bat communities in a neotropical primary forest in French Guiana. *Revue d'écologie*. 61 (4): 343-352.
- DIDHAM, R.K. 2010. *Ecological consequences of habitat fragmentation*. Wiley, London.

- DRISCOLL, D.A., BANKS, S.C., BARTON, P.S., LINDENMAYER, D.B. & SMITH, A.L. 2013. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*. 28 (10): 605-613.
- ELLIS, E.C., KLEIN GOLDEWIJK, K., SIEBERT, S., LIGHTMAN, D. & RAMANKUTTY, N. 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*. 19 (5): 589-606.
- ESTRADA-VILLEGAS, S., MEYER, C.F. & KALKO, E.K. 2010. Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biological conservation*. 143 (3): 597-608.
- ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological conservation*. 103 (2): 237-245.
- EWERS, R.M. & DIDHAM, R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*. 81 (01): 117-142.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. 34: 487-515.
- FARIA, D. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic forest, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 22 (05): 531-542.
- GORRESEN, P.M. & WILLIG, M.R. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*. 85 (4): 688-697.
- HARRISON, M.E., BOONMAN, A., CHEYNE, S.M., HUSSON, S.J., MARCHANT, N.C. & STRUEBIG, M.J. 2012. Biodiversity monitoring protocols for REDD+: can a one-size-fits-all approach really work. *Tropical Conservation Science*. 5 (1): 1-11.
- HENRY, M., COSSON, J.-F. & PONS, J.-M. 2007. Abundance may be a misleading indicator of fragmentation-sensitivity: the case of fig-eating bats. *Biological conservation*. 139 (3): 462-467.
- INPE, P.P. 2011. Monitoramento da cobertura florestal da Amazônia por satélites. Sistemas PRODES, DETER, DEGRAD e QUEIMADAS.
- JETZ, W., WILCOVE, D.S. & DOBSON, A.P. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biol*. 5 (6): e157.

- JONES, G., JACOBS, D.S., KUNZ, T.H., WILLIG, M.R. & RACEY, P.A. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*. 8 (1-2): 93-115.
- KINGSTON, T. 2013. Response of bat diversity to forest disturbance in Southeast Asia: insights from long-term research in Malaysia. In *Bat Evolution, Ecology, and Conservation* (R.A. Adams & S.C. Pedersen eds). Springer, New York, p.169-185.
- KLINGBEIL, B.T. & WILLIG, M.R. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology*. 46 (1): 203-213.
- KLINGBEIL, B.T. & WILLIG, M.R. 2010. Seasonal differences in population-, ensemble-and community-level responses of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos*. 119 (10): 1654-1664.
- KUPFER, J.A., MALANSON, G.P. & FRANKLIN, S.B. 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography*. 15 (1): 8-20.
- LAURANCE, W.F., CAMARGO, J.L., LUIZÃO, R.C., LAURANCE, S.G., PIMM, S.L., BRUNA, E.M., STOUFFER, P.C., WILLIAMSON, G.B., BENÍTEZ-MALVIDO, J. & VASCONCELOS, H.L. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological conservation*. 144 (1): 56-67.
- LEE, T.M. & JETZ, W. 2008. Future battlegrounds for conservation under global change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 275 (1640): 1261-1270.
- LEIBOLD, M.A. & MIKKELSON, G.M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*. 97 (2): 237-250.
- LEWIS, S.L. & MASLIN, M.A. 2015. Defining the anthropocene. *Nature*. 519 (7542): 171-180.
- LINDENMAYER, D.B. & FISCHER, J. 2007. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology & Evolution*. 22 (3): 127-132.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

- MEYER, C.F., FRÜND, J., LIZANO, W.P. & KALKO, E.K. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology*. 45 (1): 381-391.
- MEYER, C.F. & KALKO, E.K. 2008. Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*. 35 (9): 1711-1726.
- MEYER, C.F., STRUEBIG, M.J. & WILLIG, M.R. 2016. Responses of tropical bats to habitat fragmentation, logging, and deforestation. In *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World* (C. C. Voigt & T. Kingston eds). Springer International Publishing, p. 63-103.
- MUNSHI-SOUTH, J. & WILKINSON, G.S. 2010. Bats and birds: exceptional longevity despite high metabolic rates. *Ageing research reviews*. 9 (1): 12-19.
- PERFECTO, I. & VANDERMEER, J. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1134 (1): 173-200.
- PHALAN, B., BERTZKY, M., BUTCHART, S.H., DONALD, P.F., SCHARLEMANN, J.P., STATTERSFIELD, A.J. & BALMFORD, A. 2013. Crop expansion and conservation priorities in tropical countries. *PLoS One*. 8 (1): e51759.
- PINTO, N. & KEITT, T.H. 2008. Scale-dependent responses to forest cover displayed by frugivore bats. *Oikos*. 117 (11): 1725-1731.
- PONS, J.-M. & COSSON, J.-F. 2002. Use of forest fragments by animalivorous bats in French Guiana. *Revue d'écologie*. 57: 117-130.
- SAMPAIO, E.M., KALKO, E.K., BERNARD, E., RODRÍGUEZ-HERRERA, B. & HANDLEY, C.O. 2003. A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland rainforest of Central Amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 38 (1): 17-31.
- SCHULZE, M.D., SEAVY, N.E. & WHITACRE, D.F. 2000. A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Neotropical Forest and in Forest Fragments of a Slash-and-Burn Farming Mosaic in Petén, Guatemala1. *Biotropica*. 32 (1): 174-184.

- THOMAS, D.W. & SPEAKMAN, J.R. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. In *Bat ecology* (T. Kunz & M. Fenton eds). University of Chicago Press, Chicago and London, p.430-490.
- TILMAN, D., BALZER, C., HILL, J. & BEFORT, B.L. 2011. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 108 (50): 20260-20264.
- VILLARD, M.A. & METZGER, J.P. 2014. Review: Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*. 51 (2): 309-318.
- WILSON, D.S. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*. 73 (6): 1984-2000.

**1. EFEITOS DA ESTRUTURA FLORESTAL NA ABUNDÂNCIA,  
DIVERSIDADE TAXONOMICA E FILOGENÉTICA DE MORCEGOS NA  
AMAZÔNIA**

*Manuscrito submetido para Forest Ecology and Management (FORECO17245) -*

**Effects of forest height and Amazonian vertical complexity on bat abundances and  
biodiversity**

Ana C. M. Martins<sup>1</sup>, Michael R Willig<sup>2</sup>, Steven J Presley<sup>2</sup>, Jader Marinho-Filho<sup>1,3</sup>

1 PPG Ecologia, Universidade de Brasília, Brasil. E-mail: martins79.ana@gmail.com

2 Center for Environmental Sciences & Engineering and Department of Ecology &  
Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, CT, USA

3 Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasil

## Resumo

Atividades antrópicas, como a pecuária e a agricultura têm acelerado a alteração, perda e fragmentação de habitats naturais, ameaçando a biodiversidade em grandes porções dos trópicos. Devido aos vários serviços ecossistêmicos desempenhados pelos morcegos dispersores de sementes, polinizadores, predadores de topo, estes animais contribuem para funcionamento dos ecossistemas florestais, e, portanto, merecem atenção particular por afetarem diretamente a integridade florestal. Desta forma, a compreensão de como as populações e a diversidade dos morcegos são afetadas por variações na estrutura da vegetação em florestas fragmentadas é importante subsídio para ações de manejo e de conservação. Com este objetivo, morcegos foram coletados em 24 sítios no sudeste da Amazônia Brasileira (96 noites, 8640 m<sup>2</sup>.h / sítio), e a estrutura da vegetação (densidade, altura e área basal das árvores, densidade de sub-bosque e abertura de dossel) também foi quantificada. Usando modelos lineares generalizados, nós testamos relações mais simples de cada variável estrutural em nível de comunidade (diversidade taxonômica e filogenética) e de populações (14 espécies mais comuns) dos morcegos da região. O modelo para abundância total, diversidade taxonômica (diversidade de espécies e dominância) e diversidade filogenética foram significativos, apresentando relação positiva com a altura e área basal das árvores, e relação negativa com a abertura de dossel. Em nível populacional, a abundância dos frugívoros (*Carollia perspicillata*, *Rhinophylla pumilio*, *Artibeus planirostris*, *A. obscurus*, *A. lituratus*, *Uroderma bilobatum*) e nectarívoros (*Lonchopylla thomasi*, *Glossophaga soricina*) foram relacionados à estrutura da vegetação. Alguns frugívoros de sub-bosque exibiram relações negativas com altura das árvores, optando por florestas mais jovens, enquanto alguns frugívoros de dossel preferiram florestas com dossel fechado. Dos nectarívoros, *L. thomasi* foi mais abundante em florestas mais maduras (relação negativa com densidade de árvores), enquanto *G. soricina* foi mais abundante em áreas com dossel mais aberto e reduzidas áreas basais (i.e., florestas em estágio sucessional inicial). Conseqüentemente, órgãos governamentais deveriam continuar a priorizar a conectividade florestal e tamanhos de fragmentos quando avaliam áreas para ações de conservação, mas deveriam considerar idade e estrutura das florestas locais também. Em geral, áreas protegidas com grandes árvores e dosséis fechados aumentam a persistência de polinizadores e dispersores de semente.

**Palavras-Chave:** Chiroptera, Amazônia, Fragmentação, Modelos lineares generalizados, Comunidades, Populações, Microhabitat

### **Abstract**

Anthropogenic activities have accelerated habitat change, loss, and fragmentation, threatening biodiversity over large portions of the tropics. Because seed dispersers, pollinators, or top predators, such as bats, contribute to the structure and function of forests, they deserve particular attention as they directly affect forest integrity. Thus, understanding how the abundances and biodiversity of bats are affected by variation of vegetation structure in fragmented forests may provide some guidelines to management and conservation action. We collected bats at 24 sites in the southern Brazilian Amazon (96 nights, 8640 m<sup>2</sup>.h / site), and quantified vegetation structure (density, height and basal area of trees, density of understory and canopy openness) as well. Using generalized linear models, we tested simple relationships of each structural characteristic with community- (taxonomic and phylogenetic dimensions of biodiversity) and population-level attributes of bats. The models for total abundance, taxonomic biodiversity (species diversity and dominance) and phylogenetic diversity were significant, increasing with increasing tree height and basal area, and decreasing with increasing canopy openness. At the population level, abundances of frugivores (*Carollia perspicillata*, *Rhinophylla pumilio*, *Artibeus planirostris*, *A. obscurus*, *A. lituratus*, *Uroderma bilobatum*) and nectarivores (*Lonchopylla thomasi*, *Glossophaga soricina*) were related significantly to vegetation structure. Some understory frugivores exhibited negative relationships with tree height, choosing younger forests, whereas canopy frugivores chose closed canopy forests. Among the nectarivores, *L. thomasi* was more abundant in older forests (negative relationship with density of trees), whereas *G. soricina* was more abundant in areas with low canopies and low basal area (i.e., earlier successional forest). Consequently, government agencies should continue to prioritize forest connectivity and patch size when evaluating forested sites for conservation action, but should include consideration of local forest age and structure as well. In general, protecting areas with large trees and closed canopies enhances the persistence of pollinators and seed dispersers.

**Keywords:** Chiroptera, Amazon, Forest fragmentation, Glm, Community ecology, Bat populations responses

## **1.1. Introdução**

A fragmentação e a perda de habitat natural têm sido as maiores pressões humanas sobre a diversidade, causando isolamento das manchas de floresta remanescente, aumentando risco de extinção (Laurance et al. 2001), e reduzindo a riqueza de espécies. A pecuária tem elevado os níveis de perda e fragmentação de habitat, ameaçando a biodiversidade. Animais dispersores de sementes, polinizadores, e predadores de topo como morcegos, contribuem para a estrutura e funcionalidade das florestas, sendo que essa estrutura pode influenciar o forrageio e a oferta de abrigo, podendo alterar a comunidade em nível local (Kunz et al. 2011). Florestas fragmentadas têm diferentes níveis de desenvolvimento e conservação, portanto é importante identificar como esses animais são afetados por essas características.

A composição estrutural das florestas atua fortemente na qualidade do habitat para os animais (Bradbury et al. 2005, Vierling et al. 2008), influenciando a disponibilidade e acesso dos recursos, como microclima (Chen et al. 1999), exposição a predadores (Baxter et al. 2006) e abrigos e alimentos (Hayes & Loeb 2007). A estrutura da floresta também afeta o deslocamento de animais (Caras & Korine 2009), o que é especialmente importante para os animais que voam como aves e morcegos que precisam deslocar-se e forragear dentro dos arranjos tridimensionais de florestas e suas copas.

Quando se deseja estudar a influência da variação estrutural de florestas na composição de espécies, morcegos são animais extremamente relevantes, pois utilizam diferentes tipos de habitat devido aos diferentes aspectos de sua ecologia (e.g. abrigo, forrageio, Kunz & Fenton 2005), podendo responder às características da estrutura da vegetação (Medellín, Equihua & Amin 2000, Caras & Korine 2009). Em áreas de intensa atividade agrícola, a diminuição da densidade de espécies arbóreas e modificação de outras variáveis estruturais da vegetação devem influenciar também a composição de comunidades de morcegos. Portanto, a composição de espécies de

morcegos pode estar associada às características ambientais (Willig et al. 2000, Stoner 2005), à disponibilidade de recursos (Aguirre et al. 2003, Giannini & Kalko 2004), à degradação do habitat (Fenton et al. 1992, Medellín et al. 2000, Estrada & Coates-Estrada 2002, Clarke, Rostant & Racey 2005), ou à fragmentação do habitat (Gorresen & Willig 2004, Gorresen, Willig & Strauss 2005).

No bioma amazônico, as florestas de terra-firme são o principal tipo de vegetação, e a riqueza de espécies de mamíferos neste habitat é muito maior que em outras formações vegetais do bioma, aparentemente em função da alta heterogeneidade e diversidade florística desta floresta (Haugaaen & Peres 2005). Entretanto, o intenso desmatamento em alguns estados da Amazônia tem contribuído para o processo de fragmentação e perda de habitats ricos como este tipo de floresta.

Neste cenário encontra-se a faixa amazônica do estado Mato Grosso, que tem elevada riqueza de morcegos (74 espécies das 146 que ocorrem na Amazônia Brasileira, Bernard, da Cunha Tavares & Sampaio 2011), mas também apresenta a segunda maior taxa anual de desmatamento da Amazônia Legal, perdendo apenas para o Pará (PRODES, INPE 2011). Estas taxas estão provavelmente associadas ao seu histórico de ocupação e sua principal atividade econômica, a pecuária extensiva. Deste modo, buscar respostas da biota a alterações antrópicas em áreas com alto nível de desmatamento e fragmentação é de alta relevância e urgência.

Diferenças na heterogeneidade das estruturas e dosséis de florestas estão entre os principais determinadores da diversidade de plantas de sub-bosque (Getzin, Wiegand & Schöning 2012), além da riqueza e abundância de espécies de muitos táxons animais (MacArthur & MacArthur 1961, Bradbury et al. 2005), incluindo invertebrados (Müller & Brandl 2009) e vertebrados (Clawges et al. 2008, Mueller et al. 2009).

Morcegos têm sido associados às características da vegetação (Medellín et al. 2000, Bobrowiec et al. 2014), principalmente devido ao adensamento de obstáculos no espaço de voo, que exige alta manobrabilidade (Rainho, Augusto & Palmeirim 2010). Embora muitos estudos mostrem que o adensamento afeta a abundância e composição de espécies de morcegos (Medellín et al. 2000, Peters, Malcolm & Zimmerman 2006, Meyer & Kalko 2008, Caras & Korine 2009, Rainho et al. 2010, Bobrowiec et al. 2014), a maioria desses estudos utiliza apenas descrições qualitativas deste adensamento (e.g.

borda, aberto, estruturalmente complexa vs. simples), em vez de medições diretas de densidade da vegetação.

Estes mamíferos prestam serviços ecossistêmicos essenciais, controlando muitos insetos herbívoros nos sistemas florestais e agrícolas dos trópicos (Kalka, Smith & Kalko 2008, Williams-Guillén, Perfecto & Vandermeer 2008), e garantindo a dispersão e polinização de inúmeras plantas. Portanto, sua persistência deve ser de interesse imediato para uma gestão sustentável da paisagem (Kunz et al. 2011).

Assim, o objetivo do estudo é avaliar quantitativamente como variações estruturais da floresta afetam a diversidade taxonômica e filogenética de morcegos filostomídeos. Para isso, consideramos as populações de morcegos mais representativas e as duas principais guildas (animalívoros e frugívoros) em uma região altamente fragmentada no sul da Amazônia. As mudanças esperadas em nível de comunidade são associadas principalmente à diminuição na abundância e número de espécies em vegetação altamente adensada. Devido a diferentes estratégias de forrageio das guildas, espera-se que animalívoros e frugívoros de sub-bosque estejam presentes tanto em vegetação aberta quanto densa, ao passo que frugívoros de dossel estejam restritos a uma vegetação mais aberta. Deste modo, entendendo que componentes estruturais da floresta afetam algumas dimensões da biodiversidade e cada uma das espécies dispersoras de sementes, é possível usá-las como espécies bio-indicadoras da integridade florestal e subsidiar ações de manejo e de conservação de fragmentos florestais da Amazônia.

## **1.2. Materiais e Métodos**

**Área de Estudo.** O estudo foi realizado no município de Alta Floresta (09°53'S, 56°28'W), localizado no norte do estado do Mato Grosso. O município encontra-se dentro do bioma amazônico e a formação vegetal dominante é a floresta de terra firme. O processo de fragmentação na região é relativamente recente, tendo iniciado na década de 1980. Atualmente, há apenas 46% de vegetação nativa restante nesta área, caracterizando o município como um dos que mais desmatam na Amazônia. A matriz antrópica é formada essencialmente de inúmeras propriedades rurais voltadas para a

pecuária, constituindo assim uma paisagem de pastagens relativamente homogênea (Michalski, Peres & Lake 2008).

O delineamento amostral apresenta 24 sítios distantes no mínimo 1 km (Figura 1-1), inseridos em 9 fragmentos que variaram de 0.45 km<sup>2</sup> a 445 km<sup>2</sup> em uma paisagem de cerca de 100 km<sup>2</sup> com 4 classes de uso do solo e foram usados modelos de efeito misto, para retirar o efeito destes blocos no resultado das análises (Crawley 2007, ver Cap. 19. Mixed-Effects Models).

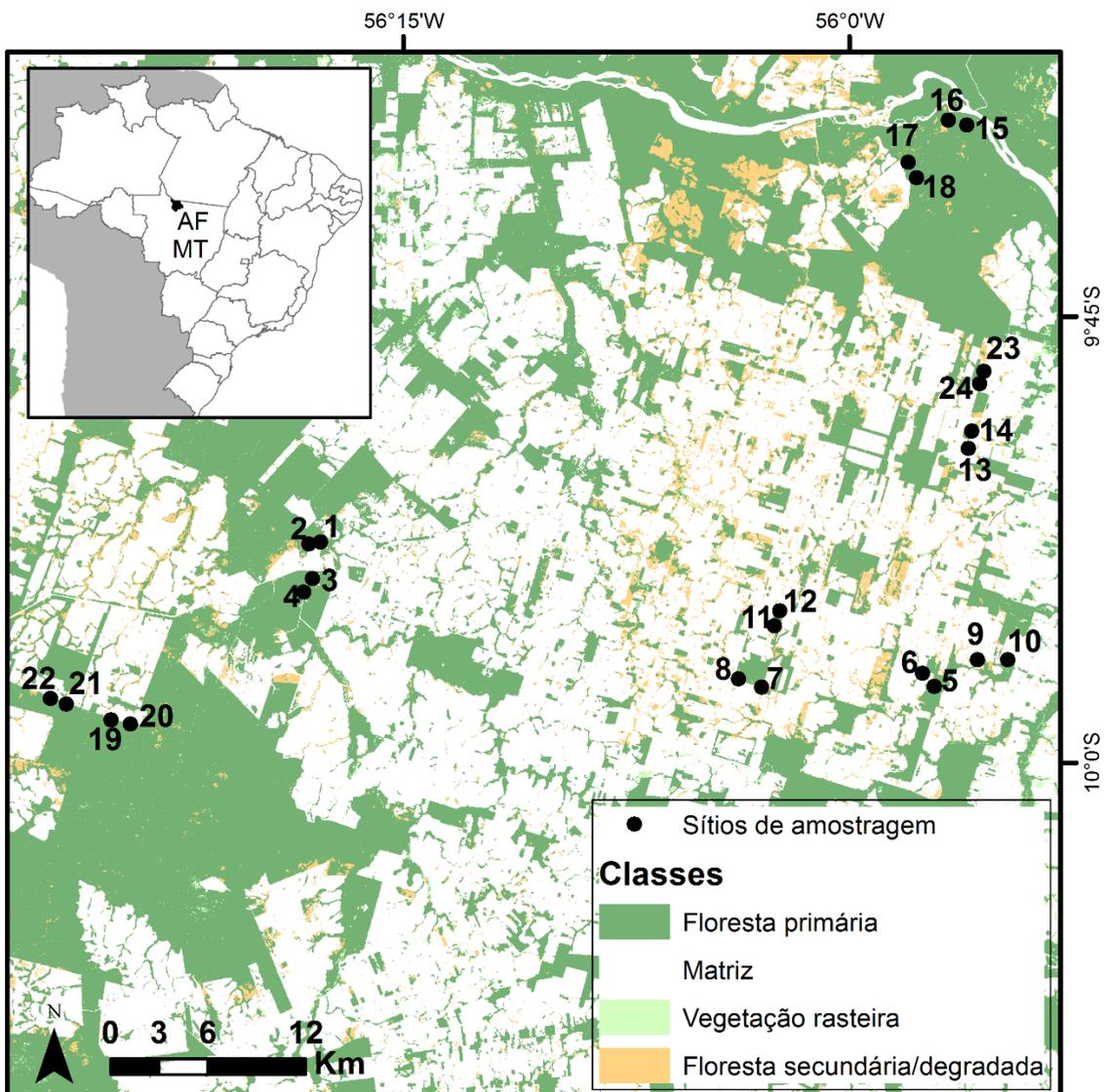


Figura 1-1. Área de Estudo no município de Alta Floresta, norte do estado do Mato Grosso e os 24 sítios amostrais e classes de cobertura do solo.

**Captura dos animais.** Morcegos foram coletados em 24 sítios no sul da Amazônia brasileira (96 noites, 8640 m<sup>2</sup>.h/sítio). Todos os sítios (1 km) seguem o mesmo protocolo de coletas, utilizando 12 redes de neblina (12 x 2,6 m) dispostas ao longo de trilhas (picadas abertas para o estudo) em sub-bosque, abertas seis horas por noite. Para inserir a variação sazonal foram realizadas 4 noites de coleta em cada unidade amostral (em estações secas e chuvosas), totalizando 96 noites de coleta. A coleta de dados foi realizada com amostragens em dois sítios (1 km) na mesma noite, em quatro campanhas com 12 noites de coleta, sendo duas campanhas na estação seca (abril e julho de 2013) e duas outras na estação chuvosa (outubro de 2013 e janeiro de 2014). O esforço amostral total não variou entre os sítios, com 8640 m<sup>2</sup>.h/ sítio (totalizando 207360 m<sup>2</sup>.h), calculado de acordo com Straube & Bianconi (2002), multiplicando a área de cada rede pelo tempo de exposição em campo, pelo número de repetições pelo número de redes.

Os indivíduos capturados tiveram os dados biométricos registrados (peso e antebraço), sendo em seguida identificados e liberados no local da captura. Todos os indivíduos capturados receberam marcações com o número do sítio, para verificar se um indivíduo usa mais de um sítio, ou se há troca entre eles. O número do sítio foi colocado na parte inferior da membrana da asa através de marcação temporária por pontos (~1 ano).

A identificação das espécies segue Gardner (2007), Lim & Engstrom (2001), Díaz, Aguirre & Barquez (2011). Exemplares testemunhos das espécies registradas foram coletados e depositados na Coleção de Mamíferos da Universidade de Brasília. As coletas e capturas foram autorizadas pela licença do ICMBIO (SISBIO 36201-2).

**Variáveis Resposta.** Em nível de comunidade foram analisados: Riqueza, Abundância, Diversidade Taxonômica (índice de diversidade verdadeira de Shannon, Jost 2006), Diversidade Filogenética (Faith 1992, Botta-Dukát 2005), e também foram calculadas medidas de biodiversidade com base em abundância relativa (Equitabilidade (Evenness), Dominância e Raridade). Isto, porque é fundamental analisar variações além da simples riqueza, porque diferentes medidas não variam da mesma maneira sobre os efeitos da fragmentação do habitat (Gorresen & Willig 2004) ou outras variações do habitat. O índice de Berger & Parker (1970) foi utilizado para estimar a dominância, sendo

calculado pela razão entre o número de indivíduos da espécie mais abundante e o número total de indivíduos da comunidade. A Raridade foi calculada pelo número de espécies (S) de um local com abundância relativa na área de estudo  $\leq S-1$  (Camargo 1992).

A dimensão filogenética da biodiversidade reflete diferenças evolutivas entre as espécies baseada no tempo desde a divergência de um ancestral comum (Faith 1992) e representa uma estimativa completa das diferenças ecológica e fenotípica filogeneticamente conservada entre as espécies (Cavender-Bares et al. 2009). Avaliamos a dimensão filogenética baseada no comprimento dos ramos de uma super-árvore em nível de espécie para os morcegos (Jones, Bininda-Emonds & Gittleman 2005). Esta árvore é uma das mais acuradas e completas disponíveis para morcegos. Das 43 espécies de morcegos da família Phyllostomidae analisadas, apenas quatro não estavam presentes nesta árvore, e nestes casos as espécies foram substituídas pelo congênere mais próximo presente na super-árvore: *Micronycteris megalotis* (*M. microtis*), *Artibeus aztecus* (*A. gnomus*), *Tonatia bidens* (*T. saurophila*) e *Plathyrrhinus helleri* (*P. incarum*). Os efeitos dessas substituições são mínimos devido ao comprimento dos ramos das espécies congêneres serem muito similares. O valor da diversidade filogenética foi estimado pela entropia quadrática de Rao (Q Rao; Botta-Dukát 2005).

Em nível de populações, foram selecionadas as 14 espécies mais abundantes e com maior frequência de ocorrência nos sítios, segundo os critérios: ocorrer pelo menos em 10 sítios e ter mais de 24 indivíduos. Além da análise global em nível de comunidade, foram calculados os mesmos índices para duas grandes guildas: Herbívoros (frugívoros e nectarívoros) e Animalívoros (Insetívoros, Carnívoros e Hematófagos).

**Variáveis de vegetação.** A estrutura da vegetação foi avaliada em 4 pontos quadrantes ( $36 \text{ m}^2$ ) em cada trilha de 120 m onde foram coletados os morcegos, centrados no início das redes 1, 4, 7 e 10. Em cada ponto foram quantificados:

1. Diâmetro na altura do peito (DAP) das árvores mais próximas com diâmetro maior que 10 cm. Essa medida foi usada para calcular a variável ÁREA BASAL.

2. Distância de cada árvore medida até o ponto central do quadrante, para posteriormente calcular a densidade de árvores do fragmento florestal. Essa medida foi usada para calcular a variável DENSIDADE DE ÁRVORES, através da estimativa de árvores dentro do ponto quadrante.
3. ALTURA de cada uma das árvores medidas.
4. ADENSAMENTO DE SUB-BOSQUE (do chão até 3 metros, altura da rede de captura), uma medida da proporção de obstáculos ao voo dos morcegos, obtida através de bastão graduado de 3 m, dividido em intervalos de 10 cm (vermelho e branco), assim se observava a uma distância de 3 m, quantas unidades se podia contar. O cálculo foi feito por:  $\text{Adens.} = 1 - \text{Contagem} \times 100$ .
5. ABERTURA DE DOSSEL, proporção de áreas abertas obtidas por fotografia digital com lente grande angular, e número de pixels claros são computados em software GAP Light Analyzer (Frazer, Canham & Lertzman 2000).

Para DAP, distância e altura foram registradas 16 réplicas/sítio, Adensamento de sub-bosque e Abertura de Dossel tiveram 8 réplicas/sítio.

**Análises Estatísticas.** Foram usados modelos lineares generalizados de efeito misto (*glmer*, R DEVELOPMENT CORE TEAM 2013), com o objetivo de controlar o ruído da variação espacial através dos blocos aleatórios. Testamos relações simples de cada variável estrutural florestal para comunidade total, na estação seca e chuvosa e para guildas de herbívoros e animalívoros (Riqueza, Abundância, Índice de Shannon para Diversidade Taxonômica, Equitabilidade, Dominância, Raridade, Diversidade Filogenética) e para populações (abundância de 14 espécies mais comuns) dos morcegos filostomídeos da região. As variáveis de microhabitat foram padronizadas (Z Score/função *scale*, R DEVELOPMENT CORE TEAM 2013), como forma de remover o efeito de grandezas de valores muito diferentes. Entre as variáveis resposta, apenas a Equitabilidade foi tratada, elevando-se à raiz quadrada. Os modelos testados foram apenas o global (com todas variáveis) e os modelos simples com variáveis únicas, o que permite saber a importância de cada variável. Ao final desse procedimento, foram utilizadas regressões simples para obter o coeficiente de determinação ( $R^2$ ) e a porcentagem de explicação do modelo. As significâncias de cada modelo foram obtidas por meio de uma ANOVA, como forma de comparar cada modelo ao modelo nulo. Para

verificar a qualidade do modelo foi realizada uma análise de resíduos para cada modelo significativo. Os modelos testados seguem abaixo:

**Y ~ Altura + Dossel + Densidade + Área Basal + Sub-bosque**

**Y ~ Altura**

**Y ~ Dossel**

**Y ~ Densidade**

**Y ~ Área Basal**

**Y ~ Sub-bosque**

Os dados de abundância e índices ponderados por esta métrica, muitas vezes são auto correlacionados espacialmente, violando premissas de muitas técnicas estatísticas, levando a conclusões enviesadas (Legendre 1993). Para testar a existência de alguma autocorrelação espacial, foi utilizado o teste de I de Moran (Moran 1950) nos resíduos dos modelos. Os resultados dos testes não foram significativos, de modo que não havia necessidade de explicar a correlação espacial entre as variáveis nos locais de amostragem.

### **1.3. Resultados**

Foram coletados 1638 morcegos filostomídeos de 43 espécies, em 24 sítios no sudeste da Amazônia Brasileira (96 noites, 8640 m<sup>2</sup>.h / sítio, Tabela 1-1). A riqueza variou de 8-20 espécies, e a abundância entre 22-154 indivíduos (Tabela 1-2). Outras 8 espécies de morcegos pertencentes a outras famílias, que não a Phyllostomidae, foram coletados, e estas espécies não foram consideradas na análise devido ao fato de morcegos da família Phyllostomidae serem mais comumente capturadas no sub-bosque de florestas Neotropicais (Kalko, Handley & Handley 1996, Kalko & Schnitzler 1998).

Tabela 1-1. Composição de 24 comunidades de morcegos filostomídeos no sul da Amazônia.

#	Espécies	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	A14	A15	A16	A17	A18	A19	A20	A21	A22	A23	A24
1	<i>Artibeus concolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
2	<i>Artibeus lituratus</i>	7	1	0	5	3	2	3	4	0	3	4	0	5	1	2	3	7	2	0	8	2	0	0	1
3	<i>Artibeus obscurus</i>	5	0	6	12	0	1	3	15	1	2	0	0	1	3	1	3	0	0	5	1	4	1	0	0
4	<i>Artibeus planirostris</i>	10	1	8	14	1	7	0	21	7	0	1	10	1	1	1	3	4	3	2	13	13	1	3	3
5	<i>Dermanura anderseni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	<i>Dermanura cinerea</i>	2	3	2	0	1	4	1	1	0	0	4	0	2	3	0	1	2	0	1	1	1	2	3	6
7	<i>Dermanura gnoma</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
8	<i>Dermanura glauca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	<i>Carollia brevicauda</i>	2	3	8	0	0	6	1	16	15	0	2	0	18	13	5	0	0	2	2	5	9	2	2	6
10	<i>Carollia castanea</i>	1	0	0	0	0	2	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
11	<i>Carollia perspicillata</i>	35	27	16	23	9	65	17	35	14	20	21	13	101	119	13	31	19	8	12	25	14	17	25	35
12	<i>Chiroderma trinitatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0
13	<i>Choeroniscus minor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
14	<i>Desmodus rotundus</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	3	0	1	4	0	0	0	1
15	<i>Glossophaga soricina</i>	0	1	6	1	0	0	0	1	1	3	3	0	4	1	0	1	1	0	0	1	1	0	10	2
16	<i>Lamproncyteris brachyotis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	4	0	2	0	0	0	1	0	0	0
17	<i>Lichonycteris obscura</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
18	<i>Lonchophylla thomasi</i>	3	2	7	2	0	0	0	1	0	2	0	0	2	1	0	4	3	3	0	2	3	2	0	3
19	<i>Lophostoma brasiliense</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
20	<i>Lophostoma carrikeri</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	<i>Lophostoma silvicola</i>	4	1	0	3	1	1	0	0	2	2	2	8	2	2	5	1	2	0	1	0	2	2	2	0
22	<i>Mesophylla macconnelli</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	10
23	<i>Glyphoncyteris sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	<i>Microncyteris microtis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
25	<i>Microncyteris minuta</i>	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
26	<i>Mimon crenulatum</i>	4	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	4	4	0
27	<i>Phylloderma stenops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
28	<i>Phyllostomus elongatus</i>	3	0	1	4	3	2	2	1	2	0	1	2	6	1	0	0	2	1	4	0	4	1	4	3
29	<i>Phyllostomus hastatus</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
30	<i>Platyrrhinus brachycephallus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	<i>Platyrrhinus incarum</i>	0	1	0	2	0	4	2	1	1	1	4	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	5	0	3
32	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	<i>Rhinophylla fischeriae</i>	0	1	0	0	0	0	5	1	0	0	6	0	0	1	4	2	1	0	0	0	0	0	4	1
34	<i>Rhinophylla pumilio</i>	16	5	4	8	2	2	0	1	1	2	3	0	1	1	9	14	10	9	6	5	12	6	7	7
35	<i>Sturnira tildae</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0
36	<i>Tonatia saurophila</i>	2	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	4	7	0	0	0
37	<i>Trachops cirrhosus</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	0	0	0	2	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0
38	<i>Trinycteris nicefori</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
39	<i>Uroderma bilobatum</i>	1	0	2	6	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	5	0	0	0	1	1	5	3
40	<i>Uroderma magnirostrum</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	2	3	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2
41	<i>Vampyressa pusilla</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
42	<i>Vampyrodes caraccioli</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
43	<i>Vampyrum spectrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Abundância</b>		<b>98</b>	<b>49</b>	<b>63</b>	<b>93</b>	<b>22</b>	<b>98</b>	<b>39</b>	<b>106</b>	<b>54</b>	<b>42</b>	<b>59</b>	<b>38</b>	<b>154</b>	<b>153</b>	<b>51</b>	<b>67</b>	<b>71</b>	<b>31</b>	<b>36</b>	<b>73</b>	<b>76</b>	<b>46</b>	<b>71</b>	<b>93</b>
<b>Número de espécies</b>		<b>17</b>	<b>14</b>	<b>13</b>	<b>20</b>	<b>9</b>	<b>13</b>	<b>11</b>	<b>17</b>	<b>15</b>	<b>11</b>	<b>17</b>	<b>8</b>	<b>20</b>	<b>17</b>	<b>15</b>	<b>13</b>	<b>20</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>13</b>	<b>13</b>	<b>21</b>

Tabela 1-2. Parâmetros de comunidade de morcegos filostomídeos e 14 populações mais abundantes de 24 sítios do sul da Amazônia.

Sítio	S	Abun	Shan	Even	Dom	Rar	PD	Cp	Rp	Ap	Cb	Ao	Al	Pe	Ls	Dc	Lt	Gs	Pi	Ub	Rf
A1	17	98	8,88	0,41	2,80	7	5,58	35	16	10	2	5	7	3	4	2	3	0	0	1	0
A10	11	42	6,54	0,55	2,10	5	3,90	20	2	0	0	2	3	0	2	0	2	3	1	0	0
A11	17	59	10,13	0,50	2,81	9	6,14	21	3	1	2	0	4	1	2	4	0	3	4	0	6
A12	8	38	5,17	0,51	2,92	4	4,20	13	0	10	0	0	0	2	8	0	0	0	2	0	0
A13	20	154	4,35	0,23	1,52	10	2,23	101	1	1	18	1	5	6	2	2	2	4	1	2	0
A14	17	153	2,81	0,19	1,29	7	1,63	119	1	1	13	3	1	1	2	3	1	1	1	1	1
A15	15	51	10,00	0,52	3,92	8	7,50	13	9	1	5	1	2	0	5	0	0	0	1	0	4
A16	13	67	6,01	0,38	2,16	5	3,70	31	14	3	0	3	3	0	1	1	4	1	0	0	2
A17	20	71	12,56	0,50	3,74	12	8,33	19	10	4	0	0	7	2	2	2	3	1	0	5	1
A18	10	31	7,08	0,56	3,44	3	5,49	8	9	3	2	0	2	1	0	0	3	0	0	0	0
A19	11	36	7,40	0,53	3,00	3	5,54	12	6	2	2	5	0	4	1	1	0	0	1	0	0
A2	14	49	5,75	0,39	1,81	6	3,06	27	5	1	3	0	1	0	1	3	2	1	1	0	1
A20	15	73	8,27	0,43	2,92	7	5,60	25	5	13	5	1	8	0	0	1	2	1	0	0	0
A21	16	76	10,47	0,50	5,43	6	8,32	14	12	13	9	4	2	4	2	1	3	1	0	1	0
A22	13	46	8,18	0,51	2,71	4	5,43	17	6	1	2	1	0	1	2	2	2	0	5	1	0
A23	13	71	8,45	0,52	2,84	6	5,76	25	7	3	2	0	0	4	2	3	0	10	0	5	4
A24	21	93	10,46	0,43	2,66	13	5,72	35	7	3	6	0	1	3	0	6	3	2	3	3	1
A3	13	63	9,22	0,55	3,94	5	7,45	16	4	8	8	6	0	1	0	2	7	6	0	2	0
A4	20	93	11,80	0,45	4,04	12	8,23	23	8	14	0	12	5	4	3	0	2	1	2	6	0
A5	9	22	6,23	0,57	2,44	2	4,48	9	2	1	0	0	3	3	1	1	0	0	0	0	0
A6	13	98	4,05	0,30	1,51	4	2,20	65	2	7	6	1	2	2	1	4	0	0	4	0	0
A7	11	39	6,67	0,50	2,29	5	4,31	17	0	0	1	3	3	2	0	1	0	0	2	0	5
A8	17	106	7,30	0,34	3,03	8	5,14	35	1	21	16	15	4	1	0	1	1	1	1	0	1
A9	15	54	8,55	0,47	3,60	8	5,83	14	1	7	15	1	0	2	2	0	0	1	1	0	0
Média	14,5	70,1	7,76	0,45	2,87	6,63	5,24	29,7	5,46	5,33	4,88	2,67	2,63	1,96	1,79	1,67	1,67	1,54	1,25	1,13	1,08
Desvio Padrão	3,6	34,5	2,46	0,10	0,95	2,96	1,90	27,6	4,51	5,58	5,53	3,83	2,41	1,63	1,84	1,55	1,74	2,34	1,45	1,83	1,79
Valor Mínimo	8	22	2,81	0,19	1,29	2,00	1,63	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Valor Máximo	21	154	12,5	0,57	5,43	13,00	8,33	119	16	21	18	15	8	6	8	6	7	10	5	6	6

Riqueza(S), Abundancia(Abun), Diversidade Taxonomica (Shan), Equitabilidade (Even), Dominancia (Dom), Raridade (Rar), Diversidade Filogenética (PD), *Carollia perspicillata* (Cp), *Rhinophylla pumilio* (Rp), *Artibeus planirostris* (Ap), *Carollia brevicauda* (Cb), *Artibeus obscurus* (Ao), *Artibeus lituratus* (Al), *Phyllostomus elongatus* (Pe), *Lophostoma silvicola* (Ls), *Dermanura cinerea* (Dc), *Lonchophylla thomasi* (Lt), *Glossophaga soricina* (Gs), *Plathirrhynchus incarum* (Pi), *Uroderma bilobatum* (Ub), *Rhinophylla fisherae* (Rf)

Para captar melhor o efeito de cada característica estrutural da floresta (Tabela 1-3) nos parâmetros de comunidade e populações dos morcegos, é necessário traduzir cada variável da vegetação previamente. A densidade de árvores, a altura das árvores, e área basal das árvores indica idade das florestas, ou seja, se esta é madura ou jovem. Altos valores de área basal e altura indicam uma floresta madura, mas altos valores de densidade de árvores sugerem uma floresta jovem ou que foi alterada recentemente. Altos valores de adensamento de sub-bosque e abertura de dossel indicam florestas com alterações antrópicas recentes.

Tabela 1-3. Parâmetros da estrutura florestal de 24 fragmentos no sul da Amazônia.

Sítio	Densidade de árvores (indivíduos/ha)	Altura média das árvores (m)	Área Basal média das árvores (cm <sup>2</sup> )	Adensamento de Sub- bosque (%)	Abertura de Dossel (%)
A1	496,77	9,46	3552,44	0,86	0,32
A10	598,72	8,42	265,82	0,75	0,34
A11	607,59	8,91	278,50	0,87	0,31
A12	488,41	7,88	302,13	0,71	0,34
A13	406,81	8,72	342,86	0,87	0,37
A14	1262,28	11,98	344,63	1,09	0,37
A15	583,17	12,47	616,17	0,93	0,34
A16	466,53	9,13	570,29	0,83	0,37
A17	297,76	12,66	673,01	0,85	0,35
A18	623,65	11,11	301,38	0,93	0,35
A19	609,61	12,00	502,70	0,83	0,41
A2	302,26	6,94	228,98	0,72	0,42
A20	668,45	8,59	517,85	1,13	0,33
A21	435,43	10,16	300,72	0,68	0,34
A22	470,04	8,72	234,30	0,75	0,34
A23	1610,84	8,36	221,07	0,73	0,34
A24	365,20	10,69	299,54	0,90	0,37
A3	495,64	8,91	271,92	0,85	0,35
A4	716,02	9,89	710,93	0,73	0,33
A5	416,77	10,50	625,98	0,88	0,34
A6	580,95	7,44	262,82	0,95	0,35
A7	418,85	10,41	636,74	0,96	0,34
A8	480,39	9,95	316,49	0,67	0,35
A9	718,10	12,38	1961,50	0,86	0,33
<b>Média</b>	588,34	9,82	597,45	0,85	0,35
<b>Desvio Padrão</b>	290,39	1,65	723,16	0,12	0,03
<b>Valor Mínimo</b>	297,76	6,94	221,07	0,67	0,31
<b>Valor Máximo</b>	1610,84	12,66	3552,44	1,13	0,42

Observando os dados das 14 populações mais abundantes, *Carollia perspicillata*, *Rhinophylla pumilio*, *Artibeus planirostris*, *A.obscurus*, *A.lituratus*, *Lonchopylla thomasi*, *Glossophaga soricina* e *Uroderma bilobatum* apresentaram modelos significativos, respondendo de forma diferenciada a cada parâmetro estrutural da vegetação (Tabela 1-4). Quanto aos frugívoros de sub-bosque, *Carollia perspicillata* apresentou relação negativa com altura das árvores e *R. pumilio* esteve associado positivamente a área basal das árvores. Alguns frugívoros de dossel parecem ter

preferência por florestas de dossel fechado (*A. planirostris*, *A. lituratus*) e outros estão fortemente associados a sub-bosque com menor adensamento (*A. obscurus*). O nectarívoro *L. thomasi* tem populações maiores em florestas com menor densidade de árvores. *Glossophaga soricina* respondeu negativamente a altura e área basal das árvores e positivamente a densidade de árvores.

Tabela 1-4. Modelos (glmm com distribuição Poisson) que representam a relação entre as características estruturais da floresta e populações de morcegos. Os valores em negrito indicam o coeficiente de determinação ( $R^2$ ) ajustado para os modelos significativos.

Modelos	<i>Cp</i>	<i>Rp</i>	<i>Ap</i>	<i>Cb</i>	<i>Ao</i>	<i>Al</i>	<i>Pe</i>	<i>Ls</i>	<i>Dc</i>	<i>Lt</i>	<i>Gs</i>	<i>Pi</i>	<i>Ub</i>	<i>Rf</i>
Y ~ Altura + Dossel + Densidade + Área Basal + Sub-bosque	<b>0,43</b>	<b>0,79</b>	<b>0,22</b>	NS	<b>0,77</b>	<b>0,53</b>	NS	NS	NS	NS	<b>0,56</b>	NS	<b>0,78</b>	NS
Y ~ Densidade de árvores	NS	NS	NS	NS	NS	<b>0,16</b>	NS	NS	NS	<b>0,45 (-)</b>	<b>0,12</b>	NS	NS	NS
Y ~ Altura Média das árvores	<b>0,48(-)</b>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	<b>0,44(-)</b>	NS	NS	NS
Y ~ Área Basal Média das árvores	NS	<b>0,76</b>	<b>0,05</b>	NS	NS	<b>0,07</b>	NS	NS	NS	NS	<b>0,39(-)</b>	NS	NS	NS
Y ~ Adensamento de Sub-bosque	NS	NS	NS	NS	<b>0,57(-)</b>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Y ~ Abertura de Dossel	NS	NS	<b>0,14(-)</b>	NS	NS	<b>0,18(-)</b>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

*Carollia perspicillata* (*Cp*), *Rhinophylla pumilio* (*Rp*), *Artibeus planirostris* (*Ap*), *Carollia brevicauda* (*Cb*), *Artibeus obscurus* (*Ao*), *Artibeus lituratus* (*Al*), *Phyllostomus elongatus* (*Pe*), *Lophostoma silvicola* (*Ls*), *Dermanura cinerea* (*Dc*), *Lonchophylla thomasi* (*Lt*), *Glossophaga soricina* (*Gs*), *Plathirrhynchus incarum* (*Pi*), *Uroderma bilobatum* (*Ub*), *Rhinophylla fisherae* (*Rf*)

Os modelos de abundância, dominância, diversidade taxonômica e filogenética foram significativos, com a abundância respondendo positivamente a área basal e negativamente a abertura-dossel e os índices de diversidade respondem positivamente a altura e área basal das árvores, mas também negativamente a abertura de dossel (Tabela 1-5, Tabela 1-6 e Tabela 1-7).

A abundância é afetada negativamente pela abertura de dossel e positivamente pela área basal das árvores, mas essa relação varia sazonalmente, sendo significativa somente na estação seca. Quando se compara as guildas, tanto herbívoros quanto animalívoros são mais abundantes em florestas com árvores maiores e dosséis mais fechados. Entretanto essa relação tem maior poder de predição para herbívoros (maiores  $R^2$ ). A dominância, que representa o poder de resposta das espécies mais abundantes, é

influenciada positivamente pela altura e área basal das árvores e negativamente pela abertura de dossel. A dominância de herbívoros responde a altura das árvores e a de animalívoros a área basal destas.

Quanto às diversidades, a taxonômica é influenciada pela altura das árvores e negativamente pela abertura do dossel. Quando comparamos as guildas, novamente os animalívoros respondem a área basal das árvores. A diversidade filogenética (ponderada pela abundância) é afetada positivamente pela altura e área basal das árvores e negativamente pela abertura de dossel, enquanto a não-ponderada é afetada apenas pela área basal das arvores.

Tabela 1-5. Modelos que representam a relação entre as características estruturais da floresta e a diversidade de morcegos; com seus respectivos valores de  $R^2$  ajustado para os modelos significativos. Variáveis: (S) Riqueza, (Abun) Abundância, (Shan) Diversidade Taxonômica (Índice de Shannon), (Equit) Equitabilidade, (Dom) Dominância, (Rar) Raridade, (PD) Diversidade Filogenética ponderada pela abundância. Tipos de modelos: glmm/P = Modelo misto generalizado com distribuição Poisson, lmm = modelo linear misto, glmm/G = Modelo misto generalizado com distribuição Gaussiana.

Modelos	S	Abun	Shan	Equit	Dom	Rar	PD
Tipo do modelo	glmm/P	glmm/P	lmm	lmm	glmm/G	glmm/P	glmm/G
Y ~ Altura + Dossel + Densidade + Área Basal + Sub-bosque	NS	<b>0,13</b>	<b>0,78</b>	NS	<b>0,73</b>	NS	<b>0,91</b>
Y ~ Densidade de árvores	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Y ~ Altura Média das árvores	NS	NS	<b>0,49</b>	NS	<b>0,54</b>	NS	<b>0,68</b>
Y ~ Área Basal Média das árvores	NS	<b>0,21</b>	NS	NS	<b>0,42</b>	NS	<b>0,57</b>
Y ~ Adensamento de Sub-bosque	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Y ~ Abertura de Dossel	NS	<b>0,20(-)</b>	<b>0,38 (-)</b>	NS	<b>0,35(-)</b>	NS	<b>0,51(-)</b>

Tabela 1-6. Modelos que representam a relação entre as características estruturais da floresta e a diversidade de morcegos para estações Chuvosa (C) e Seca (S); com seus respectivos valores de  $R^2$  ajustado para os modelos significativos. Variáveis: (S) Riqueza, (Abun) Abundância, (Shan) Diversidade Taxonômica (Índice de Shannon), (Equit) Equitabilidade, (Dom) Dominância, (Rar) Raridade, (PD) Diversidade Filogenética ponderada pela abundância. Tipos de modelos: glmm/P = Modelo misto generalizado com distribuição Poisson, lmm = modelo linear misto, glmm/G = Modelo misto generalizado com distribuição Gaussiana.

Modelos	S		Abun		Shan		Equit		Dom		Rar		PD	
	glmm/P		glmm/P		lmm		lmm		glmm/G		glmm/P		glmm/G	
	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S
Y ~ Altura + Dossel + Densidade + Área Basal + Sub-bosque	NS	NS	<b>0,21</b>	<b>0,52</b>	<b>0,64</b>	<b>0,66</b>	NS	NS	NS	<b>0,81</b>	NS	NS	<b>0,72</b>	<b>0,72</b>
Y ~ Densidade de árvores	NS	NS	<b>0,07</b>	<b>0,25(-)</b>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Y ~ Altura Média das árvores	NS	NS	NS	NS	NS	<b>0,5</b>	NS	NS	NS	<b>0,42</b>	NS	NS	NS	<b>0,39</b>
Y ~ Área Basal Média das árvores	NS	NS	NS	<b>0,33</b>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	<b>0,67</b>	<b>0,23</b>
Y ~ Adensamento de Sub-bosque	NS	NS	<b>0,18</b>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Y ~ Abertura de Dossel	NS	NS	NS	<b>0,40 (-)</b>	<b>0,64(-)</b>	NS	NS	NS	<b>0,56 (-)</b>	<b>0,26 (-)</b>	NS	NS	<b>0,70(-)</b>	NS

Tabela 1-7. Modelos que representam a relação entre as características estruturais da floresta e a diversidade de morcegos para duas grandes guildas alimentares herbívoros (H) e Animalívoros (A); com seus respectivos valores de  $R^2$  ajustado para os modelos significativos. Variáveis: (S) Riqueza, (Abun) Abundância, (Shan) Diversidade Taxonômica (Índice de Shannon), (Equit) Equitabilidade, (Dom) Dominância, (Rar) Raridade, (PD) Diversidade Filogenética ponderada pela abundância. Tipos de modelos: glmm/P = Modelo misto generalizado com distribuição Poisson, lmm = modelo linear misto, glmm/G = Modelo misto generalizado com distribuição Gaussiana.

Modelos	S		Abun		Shan		Equit		Dom		Rar		PD	
	glmm/P		glmm/P		lmm		lmm		glmm/G		glmm/P		glmm/G	
	H	A	H	A	H	A	H	A	H	A	H	A	H	A
Y ~ Altura + Dossel + Densidade + Área Basal + Sub-bosque	NS	NS	<b>0,11</b>	<b>0,5</b>	NS	<b>0,47</b>	NS	NS	0,68	NS	NS	NS	<b>0,84</b>	<b>0,4</b>
Y ~ Densidade de árvores	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Y ~ Altura Média das árvores	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	<b>0,53</b>	NS	NS	NS	<b>0,71</b>	<b>0,15</b>
Y ~ Área Basal Média das árvores	NS	NS	<b>0,43</b>	<b>0,14</b>	NS	<b>0,34</b>	NS	NS	NS	<b>0,40</b>	NS	NS	<b>0,63</b>	<b>0,21</b>
Y ~ Adensamento de Sub-bosque	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Y ~ Abertura de Dossel	NS	NS	<b>0,41 (-)</b>	<b>0,28 (-)</b>	NS	NS	NS	NS	NS	<b>0,40 (-)</b>	NS	NS	<b>0,59(-)</b>	NS

A maioria das variáveis resposta que não obteve nenhum modelo significativo apresentou baixa variabilidade (ou seja, reduzidos valores de desvio padrão, ao contrário por exemplo, de *R. pumilio* que tem *d.p* mediano de 4.5, Tabela 1-2). Variáveis com baixa variabilidade podem não detectar padrões de resposta em uma análise, entretanto foi observado durante as análises que, entre as variáveis-resposta, existem algumas com o mesmo desvio padrão que respondem ao microhabitat e outras que não respondem. Assim, pode-se afirmar que o esforço amostral foi suficiente para detectar essas respostas à estrutura da vegetação.

#### **1.4. Discussão**

Para lidar com os obstáculos ao seu deslocamento dentro das florestas, morcegos têm diferentes estratégias de forrageio, levando a diferentes usos do espaço pelas espécies e guildas, o que irá influenciar a composição das comunidades locais. Estes animais forrageiam (frutos, insetos, pequenos vertebrados e néctar) em ambientes repletos de obstáculos da vegetação (Kalko & Schnitzler 1998) e, para voar em espaços tão restritos e coletar um alimento escondido, eles precisam de adaptações morfológicas (Norberg & Rayner 1987). Essas características morfológicas podem ser desde asas largas e curtas que proporcionam maior manobrabilidade, até asas estreitas e alongadas para voos mais rápidos e de baixa manobrabilidade. Por exemplo, os morcegos filostomídeos são os mais comuns no sub-bosque das florestas neotropicais, sendo na maioria frugívoros, nectarívoros e animalívoros catadores (Kalko et al. 1996).

Neste cenário, espera-se que a composição das assembleias de morcegos seja fortemente influenciada por diferenças estruturais das florestas, visto que as espécies de morcegos diferem em sua tolerância à obstrução física da vegetação (Neuweiler 1989, Schnitzler & Kalko 2001). O presente estudo verificou que a diversidade taxonômica é influenciada pela altura das árvores e negativamente pela abertura do dossel. Isso reflete a associação esperada com a complexidade do hábitat promovida por florestas mais maduras e altas. A influência negativa da abertura de dossel nesta diversidade pode estar associada a maior exposição aos predadores, principalmente aves noturnas como corujas. Quando comparamos as guildas, a diversidade de animalívoros responde a área basal das árvores, indicando que esse parâmetro florestal eleva a diversidade deste grupo de morcegos, que frequentemente usa abrigos em cascas e ocos de grandes árvores.

A diversidade filogenética (ponderada pela abundância) é afetada positivamente pela altura e área basal das árvores e negativamente pela abertura de dossel. E aqui pode-se refletir sobre a idade das florestas, pois maiores áreas basais e altura de árvores indicam florestas mais antigas com maior variabilidade de ofertas de nichos e conseqüentemente mais diversidade filogenética. O índice de dominância apresenta relações diferentes para cada guilda, a de herbívoros responde à altura das árvores, que pode ser devido à maior oferta de alimento, e de animalívoros, à área basal destas

árvores (maior variabilidade e disponibilidade de troncos largos, com abrigos, cascas soltas, ocos e cupinzeiros).

O padrão esperado para abundância de morcegos, é que esta aumente com a heterogeneidade estrutural da floresta, influenciando positivamente a disponibilidade de abrigos (Barclay & Kurta 2007), a diversidade e abundância de presas (Haddad et al. 2009) e a oferta de frutos. De forma geral, a abundância total dos morcegos foi afetada negativamente pela abertura de dossel e positivamente pela área basal das árvores, indicando que florestas mais maduras e pouco alteradas (árvores de grande porte e dossel fechado) apresentam mais indivíduos de morcegos. É importante ressaltar quem compõe a grande maioria desses 1638 indivíduos (84% frugívoros), e assim, não foi uma surpresa constatar que a dominância é influenciada positivamente pela altura e área basal das árvores e negativamente pela abertura de dossel. Isso indica que quanto mais madura a floresta, mais frugívoros (espécies dominantes) estarão presentes. Quanto à diversidade, a taxonômica é influenciada pela altura das árvores e negativamente pela abertura do dossel. A diversidade filogenética (ponderada pela abundância) é afetada positivamente pela altura e área basal das arvores e negativamente pela abertura de dossel, enquanto a não-ponderada é afetada apenas pela área basal das arvores.

Alguns estudos sugerem que estratégias de forrageio e morfologia alar estão associados à habilidade de usar ambientes obstruídos (Norberg & Rayner 1987, Denzinger & Schnitzler 2014). Apesar de frugívoros e nectarívoros serem menos ágeis do que animalívoros catadores em habitats estreitos, suas asas largas e curtas permitem um voo lento e eficiente (Norberg & Rayner 1987). Os animalívoros analisados (*P. elongatus* e *L. silvicola*) não tiveram nenhuma resposta significativa aos componentes de vegetação analisados, provavelmente porque sua alta manobrabilidade permita que estas espécies vençam qualquer obstáculo e circulem por qualquer tipo de ambiente florestal (adensado, aberto, alterado ou preservado).

Os tipos de forrageio variam entre frugívoros de dossel ou sub-bosque (Fleming 1986, Cosson et al. 1999, Rex et al. 2011). Frugívoros de dossel forrageiam em árvores que normalmente são distribuídas em manchas e produzem uma grande quantidade de frutas por um período relativamente curto. Estes morcegos passam a maior parte da noite viajando longas distâncias entre áreas em busca de árvores com frutos maduros, assim áreas mais abertas facilitam o voo para a floresta (Fleming, Heithaus & Sawyer

1977, Heithaus & Fleming 1978, Morrison 1980). Alguns frugívoros de dossel parecem ter preferência por florestas de dossel fechado (*A. planirostris*, *A. lituratus*) e outros estão fortemente associados a sub-bosque com menor adensamento (*A. obscurus*). Este último tem uma sobreposição de nicho alimentar (Gardner 2007) com os outros *Artibeus* grandes, mas ainda assim parece sensível a alterações do ambiente que causem adensamento de sub-bosque.

Frugívoros de sub-bosque consomem frutos de arbustos e pequenas árvores com distribuição mais localizada e aglomerada, que produzem menos frutos maduros por noite, mas com a produção que se estende ao longo de semanas ou meses. Estes frugívoros têm voos mais curtos dentro de uma pequena área. O frugívoro de sub-bosque *C. perspicillata* apresentou relação negativa com altura das árvores, preferindo florestas mais jovens, e provavelmente com maior número de arbustos. E a maior abundância do outro frugívoro de sub-bosque *R. pumilio*, também uma espécie da família Carollinae, foi associada a florestas com grandes árvores (maior área basal), indicando que apesar de ser um consumidor de sub-bosque, prefere florestas maduras. Assim, esta espécie pode ser mais sensível às alterações de habitat, podendo ser outra candidata à indicadora de qualidade de habitat.

Dentre os nectarívoros, *G. soricina* respondeu negativamente a altura e área basal das árvores e positivamente a densidade de árvores, preferindo florestas mais jovens, mas não está associado a florestas alteradas (sub-bosque adensado e dossel aberto). Os resultados também indicam que populações de *L. thomasi* não persistem em florestas com maior densidade de árvores, tornando esta espécie outra forte candidata a bioindicadora.

Características de microhabitat (e.g. altura do dossel, estrutura de folhagem) influenciam morcegos de zonas tropicais e temperadas em escala intermediária e locais (Walsh & Harris 1996, López-González 2004, Ford et al. 2005, Fahr & Kalko 2011, Jung & Kalko 2011, Estrada-Villegas, McGill & Kalko 2012). A obstrução física da vegetação impõe limitações à mobilidade e detecção de alimento por morcegos, mudando o número e tipo de espécies de morcegos que podem coexistir em uma escala local. Assim como em outros estudos, detectamos que mesmo com a grande capacidade de dispersão dos morcegos, a abundância e diversidade podem ser afetadas por variáveis estruturais da vegetação.

Neste contexto, este estudo tem algumas aplicações práticas potenciais. Uma primeira seria utilizando as relações verificadas nos modelos para restauração florestal, com objetivo de atrair novos indivíduos ou garantir a persistência de morcegos frugívoros e polinizadores em uma área, através do manejo dos parâmetros estruturais associados a este grupo. Uma outra aplicação está relacionada a espécies indicadoras da qualidade do habitat, pois os resultados mostram, por exemplo, a presença de populações de *Rhinophylla pumilio* preferencialmente em florestas com árvores maiores e mais maduras; a presença de populações reduzidas ou ausentes de *Artibeus obscurus* em florestas com elevada obstrução de sub-bosque; e a presença de *L. thomasi*, que apresentou abundância mínima ou inexistente em alto adensamento de árvores. Estes morcegos têm preferência por um habitat florestal maduro e portanto sua presença pode ser indicativa da integridade florestal local.

Um conhecimento detalhado das associações entre espécies e seu microhabitat preferido permite melhores previsões da maneira na qual uma espécie responde às mudanças estruturais em seu ambiente (Lindenmayer, Margules & Botkin 2000, Racey & Entwistle 2003). Assim, as relações aqui obtidas entre as variáveis de estrutura de vegetação e essas espécies de morcegos podem ser usadas para futura modelagem de nicho em uma escala mais fina.

### 1.5. Referências

- AGUIRRE, L., HERREL, A., VAN DAMME, R. & MATTHYSEN, E. 2003. The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology*. 17 (2): 201-212.
- BANKS-LEITE, C., EWERS, R.M. & METZGER, J.P. 2013. The confounded effects of habitat disturbance at the local, patch and landscape scale on understory birds of the Atlantic Forest: Implications for the development of landscape-based indicators. *Ecological indicators*. 31: 82-88.
- BARCLAY, R.M. & KURTA, A. 2007. Ecology and behavior of bats roosting in tree cavities and under bark. *Bats in forests: conservation and management* (MJ LACKI, JP HAYES, and A. KURTA, eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 17-59.

- BARCLAY, R.M., ULMER, J., MACKENZIE, C.J., THOMPSON, M.S., OLSON, L., MCCOOL, J., CROPLEY, E. & POLL, G. 2004. Variation in the reproductive rate of bats. *Canadian Journal of Zoology*. 82 (5): 688-693.
- BAXTER, D.J., PSYLLAKIS, J.M., GILLINGHAM, M.P. & O'BRIEN, E.L. 2006. Behavioural response of bats to perceived predation risk while foraging. *Ethology*. 112 (10): 977-983.
- BERGER, W.H. & PARKER, F.L. 1970. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments. *Science*. 168 (3937): 1345-1347.
- BERNARD, E., DA CUNHA TAVARES, V. & SAMPAIO, E. 2011. Compilação atualizada das espécies de morcegos (Chiroptera) para a Amazônia Brasileira/Updated compilation of bat species (Chiroptera) for the Brazilian Amazonia. *Biota Neotropica*. 11 (1): 1.
- BOBROWIEC, P.E.D., ROSA, L.D.S., GAZARINI, J. & HAUGAASEN, T. 2014. Phyllostomid bat assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Biotropica*. 46 (3): 312-321.
- BOTTA-DUKÁT, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of vegetation science*. 16 (5): 533-540.
- BRADBURY, R.B., HILL, R.A., MASON, D.C., HINSLEY, S.A., WILSON, J.D., BALZTER, H., ANDERSON, G.Q., WHITTINGHAM, M.J., DAVENPORT, I.J. & BELLAMY, P.E. 2005. Modelling relationships between birds and vegetation structure using airborne LiDAR data: a review with case studies from agricultural and woodland environments. *Ibis*. 147 (3): 443-452.
- CAMARGO, J.A. 1992. Can dominance influence stability in competitive interactions? *Oikos*. 64 (3): 605-609.
- CARAS, T. & KORINE, C. 2009. Effect of vegetation density on the use of trails by bats in a secondary tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 25 (01): 97-101.
- CAVENDER-BARES, J., KOZAK, K.H., FINE, P.V. & KEMBEL, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*. 12 (7): 693-715.
- CHEN, J., SAUNDERS, S.C., CROW, T.R., NAIMAN, R.J., BROSOFSKE, K.D., MROZ, G.D., BROOKSHIRE, B.L. & FRANKLIN, J.F. 1999. Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *Bioscience*. 49 (4): 288-297.

- CISNEROS, L.M., FAGAN, M.E. & WILLIG, M.R. 2015. Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions*. 21 (5): 523-533.
- CLARKE, F., ROSTANT, L. & RACEY, P. 2005. Life after logging: post-logging recovery of a neotropical bat community. *Journal of Applied Ecology*. 42 (2): 409-420.
- CLAWGES, R., VIERLING, K., VIERLING, L. & ROWELL, E. 2008. The use of airborne lidar to assess avian species diversity, density, and occurrence in a pine/aspen forest. *Remote Sensing of Environment*. 112 (5): 2064-2073.
- COLLINGE, S.K. 2009. *Ecology of fragmented landscapes*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- COSSON, J.-F., PONS, J.-M. & MASSON, D. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. 15 (04): 515-534.
- CRAWLEY, M.J. 2007. *The R book*. Chichester. UK: Wiley.
- CUNTO, G.C. & BERNARD, E. 2012. Neotropical bats as indicators of environmental disturbance: what is the emerging message? *Acta Chiropterologica*. 14 (1): 143-151.
- DELAVAL, M. & CHARLES-DOMINIQUE, P. 2006. Edge effects on frugivorous and nectarivorous bat communities in a neotropical primary forest in French Guiana. *Revue d'écologie*. 61 (4): 343-352.
- DENZINGER, A. & SCHNITZLER, H.-U. 2014. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. How nature shaped echolocation in animals. *Frontiers in Physiology*, v. 4, p. 164.
- DÍAZ, M., AGUIRRE, L. & BARQUEZ, R. 2011. Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica. Key to the bats of south cone of South America (Argentina-Bolivia-Chile-Paraguay-Uruguay). Centro de Estudios de Biología Teórica y Aplicada, Cochabamba, Bolivia. 104.
- DIDHAM, R.K. 2010. *Ecological consequences of habitat fragmentation*. Wiley, London.
- DRISCOLL, D.A., BANKS, S.C., BARTON, P.S., LINDENMAYER, D.B. & SMITH, A.L. 2013. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*. 28 (10): 605-613.
- ELLIS, E.C., KLEIN GOLDEWIJK, K., SIEBERT, S., LIGHTMAN, D. & RAMANKUTTY, N. 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*. 19 (5): 589-606.

- ESTRADA-VILLEGAS, S., MCGILL, B.J. & KALKO, E.K. 2012. Climate, habitat, and species interactions at different scales determine the structure of a Neotropical bat community. *Ecology*. 93 (5): 1183-1193.
- ESTRADA-VILLEGAS, S., MEYER, C.F. & KALKO, E.K. 2010. Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biological conservation*. 143 (3): 597-608.
- ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological conservation*. 103 (2): 237-245.
- EWERS, R.M. & DIDHAM, R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*. 81 (01): 117-142.
- FAHR, J. & KALKO, E.K. 2011. Biome transitions as centres of diversity: habitat heterogeneity and diversity patterns of West African bat assemblages across spatial scales. *Ecography*. 34 (2): 177-195.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. 34: 487-515.
- FAITH, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological conservation*. 61 (1): 1-10.
- FARIA, D. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic forest, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 22 (05): 531-542.
- FENTON, M., ACHARYA, L., AUDET, D., HICKEY, M., MERRIMAN, C., OBRIST, M., SYME, D. & ADKINS, B. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*. 24(3): 440-446.
- FLEMING, T.H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. In *Frugivores and seed dispersal* (eds). Springer, p.105-118.
- FLEMING, T.H., HEITHAUS, E.R. & SAWYER, W.B. 1977. An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. *Ecology*. 58 (3): 619-627.
- FORD, W.M., MENZEL, M.A., RODRIGUE, J.L., MENZEL, J.M. & JOHNSON, J.B. 2005. Relating bat species presence to simple habitat measures in a central Appalachian forest. *Biological Conservation*. 126 (4): 528-539.
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D. & LERTZMAN, K.P. 2000. Gap light analyzer, version 2.0.

- GARDNER, A.L. 2007. Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. University of Chicago Press, Chicago.
- GETZIN, S., WIEGAND, K. & SCHÖNING, I. 2012. Assessing biodiversity in forests using very high-resolution images and unmanned aerial vehicles. *Methods in Ecology and Evolution*. 3 (2): 397-404.
- GIANNINI, N.P. & KALKO, E.K. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*. 105 (2): 209-220.
- GORRESEN, P.M. & WILLIG, M.R. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*. 85 (4): 688-697.
- GORRESEN, P.M., WILLIG, M.R. & STRAUSS, R.E. 2005. Multivariate analysis of scale-dependent associations between bats and landscape structure. *Ecological Applications*. 15 (6): 2126-2136.
- HADDAD, N.M., CRUTSINGER, G.M., GROSS, K., HAARSTAD, J., KNOPS, J.M. & TILMAN, D. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters*. 12 (10): 1029-1039.
- HARRISON, M.E., BOONMAN, A., CHEYNE, S.M., HUSSON, S.J., MARCHANT, N.C. & STRUEBIG, M.J. 2012. Biodiversity monitoring protocols for REDD+: can a one-size-fits-all approach really work. *Tropical Conservation Science*. 5 (1): 1-11.
- HAUGAASEN, T. & PERES, C.A. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*. 21 (02): 133-145.
- HAYES, J.P. & LOEB, S.C. 2007. The influences of forest management on bats in North America. *Bats in forests: conservation and management* (MJ LACKI, JP HAYES, and A. KURTA, eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 207-235.
- HEITHAUS, E.R. & FLEMING, T.H. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecological Monographs*. 48 (2): 127-143.
- HENRY, M., COSSON, J.-F. & PONS, J.-M. 2007. Abundance may be a misleading indicator of fragmentation-sensitivity: the case of fig-eating bats. *Biological Conservation*. 139 (3): 462-467.
- INPE, P.P. 2011. Monitoramento da cobertura florestal da Amazônia por satélites. Sistemas PRODES, DETER, DEGRAD e QUEIMADAS.
- JETZ, W., WILCOVE, D.S. & DOBSON, A.P. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biol*. 5 (6): e157.

- JONES, G., JACOBS, D.S., KUNZ, T.H., WILLIG, M.R. & RACEY, P.A. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*. 8 (1-2): 93-115.
- JONES, K.E., BININDA-EMONDS, O.R. & GITTLEMAN, J.L. 2005. Bats, clocks, and rocks: diversification patterns in Chiroptera. *Evolution*. 59 (10): 2243-2255.
- JOST, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*. 113 (2): 363-375.
- JUNG, K. & KALKO, E.K. 2011. Adaptability and vulnerability of high flying Neotropical aerial insectivorous bats to urbanization. *Diversity and Distributions*. 17 (2): 262-274.
- KALKA, M.B., SMITH, A.R. & KALKO, E.K. 2008. Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science*. 320 (5872): 71-71.
- KALKO, E., HANDLEY, C. & HANDLEY, D. 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. In *Long-term studies of vertebrate communities* (C. M & S. G eds). Academic Press, Washington DC, p. 503-553.
- KALKO, E.K. & SCHNITZLER, H. 1998. How echolocating bats approach and acquire food. In *Bats: phylogeny, morphology, echolocation, and conservation biology* (K. TH & R. PA eds). Smithsonian Institution Press, Washington DC, p.197-204.
- KINGSTON, T. 2013. Response of bat diversity to forest disturbance in Southeast Asia: insights from long-term research in Malaysia. In *Bat Evolution, Ecology, and Conservation* (R.A. Adams & S.C. Pedersen eds). Springer, New York, p. 169-185.
- KLINGBEIL, B.T. & WILLIG, M.R. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology*. 46 (1): 203-213.
- KLINGBEIL, B.T. & WILLIG, M.R. 2010. Seasonal differences in population-, ensemble- and community-level responses of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos*. 119 (10): 1654-1664.
- KUNZ, T.H., BRAUN DE TORREZ, E., BAUER, D., LOBOVA, T. & FLEMING, T.H. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1223 (1): 1-38.
- KUNZ, T.H. & FENTON, M.B. 2005. *Bat ecology*. University of Chicago Press.
- KUPFER, J.A., MALANSON, G.P. & FRANKLIN, S.B. 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography*. 15 (1): 8-20.

- LAURANCE, W.F., CAMARGO, J.L., LUIZÃO, R.C., LAURANCE, S.G., PIMM, S.L., BRUNA, E.M., STOUFFER, P.C., WILLIAMSON, G.B., BENÍTEZ-MALVIDO, J. & VASCONCELOS, H.L. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological conservation*. 144 (1): 56-67.
- LAURANCE, W.F., PÉREZ-SALICRUP, D., DELAMÔNICA, P., FEARNSIDE, P.M., D'ANGELO, S., JEROZOLINSKI, A., POHL, L. & LOVEJOY, T.E. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology*. 82 (1): 105-116.
- LEE, T.M. & JETZ, W. 2008. Future battlegrounds for conservation under global change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 275 (1640): 1261-1270.
- LEGENDRE, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*. 74 (6): 1659-1673.
- LEIBOLD, M.A. & MIKKELSON, G.M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*. 97 (2): 237-250.
- LEWIS, S.L. & MASLIN, M.A. 2015. Defining the anthropocene. *Nature*. 519 (7542): 171-180.
- LIM, B.K. & ENGSTROM, M.D. 2001. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in Iwokrama Forest, Guyana, and the Guianan subregion: implications for conservation. *Biodiversity & Conservation*. 10 (4): 613-657.
- LINDENMAYER, D.B. & FISCHER, J. 2007. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology & Evolution*. 22 (3): 127-132.
- LINDENMAYER, D.B., MARGULES, C.R. & BOTKIN, D.B. 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology*. 14 (4): 941-950.
- LÓPEZ-GONZÁLEZ, C. 2004. Ecological zoogeography of the bats of Paraguay. *Journal of Biogeography*. 31 (1): 33-45.
- MACARTHUR, R.H. & MACARTHUR, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology*. 42 (3): 594-598.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

- MEDELLÍN, R.A., EQUIHUA, M. & AMIN, M.A. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*. 14 (6): 1666-1675.
- MEYER, C.F., FRÜND, J., LIZANO, W.P. & KALKO, E.K. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology*. 45 (1): 381-391.
- MEYER, C.F. & KALKO, E.K. 2008. Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*. 35 (9): 1711-1726.
- MEYER, C.F., STRUEBIG, M.J. & WILLIG, M.R. 2016. Responses of tropical bats to habitat fragmentation, logging, and deforestation. In *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World* (eds). Springer International Publishing, p.63-103.
- MICHALSKI, F., PERES, C.A. & LAKE, I.R. 2008. Deforestation dynamics in a fragmented region of southern Amazonia: evaluation and future scenarios. *Environmental Conservation*. 35 (02): 93-103.
- MORAN, P.A. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*. 37 (1/2): 17-23.
- MORRISON, D.W. 1980. Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *Journal of Mammalogy*. 61 (1): 20-29.
- MUELLER, J., MONING, C., BAESSLER, C., HEURICH, M. & BRANDL, R. 2009. Using airborne laser scanning to model potential abundance and assemblages of forest passerines. *Basic and Applied Ecology*. 10 (7): 671-681.
- MÜLLER, J. & BRANDL, R. 2009. Assessing biodiversity by remote sensing in mountainous terrain: the potential of LiDAR to predict forest beetle assemblages. *Journal of Applied Ecology*. 46 (4): 897-905.
- MUNSHI-SOUTH, J. & WILKINSON, G.S. 2010. Bats and birds: exceptional longevity despite high metabolic rates. *Ageing research reviews*. 9 (1): 12-19.
- NEUWEILER, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution*. 4 (6): 160-166.
- NORBERG, U.M. & RAYNER, J.M.V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and

- echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 316 (1179): 335-427.
- PERFECTO, I. & VANDERMEER, J. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1134 (1): 173-200.
- PETERS, S.L., MALCOLM, J.R. & ZIMMERMAN, B.L. 2006. Effects of selective logging on bat communities in the southeastern Amazon. *Conservation Biology*. 20 (5): 1410-1421.
- PHALAN, B., BERTZKY, M., BUTCHART, S.H., DONALD, P.F., SCHARLEMANN, J.P., STATTERSFIELD, A.J. & BALMFORD, A. 2013. Crop expansion and conservation priorities in tropical countries. *PLoS One*. 8 (1): e51759.
- PINTO, N. & KEITT, T.H. 2008. Scale-dependent responses to forest cover displayed by frugivore bats. *Oikos*. 117 (11): 1725-1731.
- PONS, J.-M. & COSSON, J.-F. 2002. Use of forest fragments by animalivorous bats in French Guiana. *Revue d'écologie*. 57 117-130.
- R Development Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <<http://www.r-project.org>>.Rahbek 2005
- RACEY, P. & ENTWISTLE, A. 2003. Conservation ecology of bats. In *Bat ecology* (T.H. Kunz & M.B. Fenton eds). The University of Chicago Press, Chicago, p.680-743.
- RAINHO, A., AUGUSTO, A.M. & PALMEIRIM, J.M. 2010. Influence of vegetation clutter on the capacity of ground foraging bats to capture prey. *Journal of Applied Ecology*. 47 (4): 850-858.
- REX, K., MICHENER, R., KUNZ, T.H. & VOIGT, C.C. 2011. Vertical stratification of Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) revealed by stable carbon isotopes. *Journal of Tropical Ecology*. 27 (03): 211-222.
- SAMPAIO, E.M., KALKO, E.K., BERNARD, E., RODRÍGUEZ-HERRERA, B. & HANDLEY, C.O. 2003. A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland rainforest of Central Amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 38 (1): 17-31.
- SCHNITZLER, H.-U. & KALKO, E.K. 2001. Echolocation by Insect-Eating Bats. *Bioscience*. 51 (7): 557-569.
- SCHULZE, M.D., SEAVY, N.E. & WHITACRE, D.F. 2000. A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Neotropical Forest and in Forest

- Fragments of a Slash-and-Burn Farming Mosaic in Petén, Guatemala1. *Biotropica*. 32 (1): 174-184.
- STONER, K.E. 2005. Phyllostomid Bat Community Structure and Abundance in Two Contrasting Tropical Dry Forests1. *Biotropica*. 37 (4): 591-599.
- STRAUBE, F.C. & BIANCONI, G.V. 2002. Sobre a grandeza ea unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical*. 8 (1-2): 150-152.
- THOMAS, D.W. & SPEAKMAN, J.R. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. In *Bat ecology* (T. Kunz & M. Fenton eds). University of Chicago Press, Chicago and London, p.430-490.
- TILMAN, D., BALZER, C., HILL, J. & BEFORT, B.L. 2011. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 108 (50): 20260-20264.
- VIERLING, K.T., VIERLING, L.A., GOULD, W.A., MARTINUZZI, S. & CLAWGES, R.M. 2008. Lidar: shedding new light on habitat characterization and modeling. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 6 (2): 90-98.
- VILLARD, M.A. & METZGER, J.P. 2014. Review: Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*. 51 (2): 309-318.
- WALSH, A.L. & HARRIS, S. 1996. Factors determining the abundance of vespertilionid bats in Britain: geographical, land class and local habitat relationships. *Journal of Applied Ecology*. 519-529.
- WILLIAMS-GUILLÉN, K., PERFECTO, I. & VANDERMEER, J. 2008. Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. *Science*. 320 (5872): 70-70.
- WILLIG, M.R., PRESLEY, S.J., OWEN, R.D. & LÓPEZ-GONZÁLEZ, C. 2000. Composition and structure of bat assemblages in Paraguay: a subtropical–temperate interface. *Journal of Mammalogy*. 81 (2): 386-401.
- WILSON, D.S. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*. 73 (6): 1984-2000.

## **2. PAISAGENS QUE SUPORTAM A PERSISTÊNCIA DE MORCEGOS EM ÁREAS FRAGMENTADAS DA AMAZÔNIA**

*Manuscrito a ser submetido para Journal of Animal Ecology*

### **Landscape features that supports the persistence of bat populations in a fragmented Amazon**

Ana C. M. Martins<sup>1</sup>, Michael R Willig<sup>2</sup>, Steven J Presley<sup>2</sup>, Jader Marinho-Filho<sup>1,3</sup>

1 PPG Ecologia, Universidade de Brasília, Brasil. E-mail: martins79.ana@gmail.com

2 Center for Environmental Sciences & Engineering and Department of Ecology &  
Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, CT, USA

3 Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasil

## Resumo

A degradação de florestas tropicais tem reduzido o percentual de habitat de qualidade, criando paisagens fragmentadas e desmatadas. Estas alterações na paisagem causam muitos ajustes na distribuição, abundância e capacidade de cada espécie persistir em uma determinada área. Devido aos vários serviços ecossistêmicos desempenhados pelos morcegos como dispersores de sementes, polinizadores e predadores, estes animais contribuem para o bom funcionamento das florestas. Portanto merecem atenção particular por afetarem diretamente a integridade e dinâmica florestal. Desta forma, compreender como as populações e a diversidade dos morcegos são afetadas por uma paisagem fragmentada é necessário para subsidiar ações de manejo e de conservação. Com este objetivo, morcegos foram coletados em 24 sítios no sudeste da Amazônia Brasileira (96 noites, 8640 m<sup>2</sup>.h / sítio). A estrutura da paisagem também foi quantificada. As respostas às características da paisagem foram detectadas para as populações das 14 espécies mais abundantes e representativas em um gradiente ambiental de perda florestal no sul da Amazônia. Usamos uma abordagem de múltiplas hipóteses concorrentes em uma seleção de modelos por AIC, com o objetivo de descobrir quais características da paisagem importam para estas populações de morcegos: tamanho do fragmento; quantidade de floresta; características do habitat, da matriz, ou de toda a paisagem. Este processo foi reproduzido para 5 escalas de análise com raio de 1, 2, 3, 4 e 5 km, porque as espécies de morcegos têm diferentes estratégias de forrageio. Os dados foram analisados usando modelos lineares generalizados de efeito misto. Os morcegos exibiram diferentes respostas a essa paisagem fragmentada: 1) O maior frugívoro de dossel, *Artibeus lituratus*, respondeu a paisagem desde a menor escala local até a maior; não se mostrou dependente de grandes áreas florestadas em algumas escalas (2, 3 e 4 km), mas tem relações positivas com a diversidade da paisagem; 2) *A. planirostris* mostrou respostas similares ao seu congênere, com elevada abundância relacionada aos tipos de matriz (todas escalas) e heterogeneidade ambiental; 3) Somente *Artibeus obscurus* apresentou abundância associada a cobertura florestal em escala local; 4) Os outros morcegos não apresentaram associações positivas com métricas de habitat na primeira escala; 5) *Glossophaga soricina*, um nectarívoro que realiza um serviço ecossistêmico-chave, esteve associado a paisagens mais heterogêneas em escala local, exibindo relações negativas com a quantidade de matriz (2 km) e

isolamento das manchas de floresta (3 km); 6) *Lophostoma silvicola*, que auxilia no controle de populações de artrópodes, apresentou respostas somente em 5 km, com maior abundância relacionada à matriz e vegetação arbustiva; 7) Frugívoros de sub-bosque como *Carollia brevicauda* podem ser mais abundantes em habitats com pouca cobertura florestal, mas baixos índices de isolamento; *C. perspicillata* foi negativamente associada às métricas de habitat em algumas escalas (1-3 km), mas mostrou alta abundância em grandes fragmentos nas maiores escalas (4-5 km). Concluindo, alguns morcegos são sensíveis ao desmatamento e outros não, e suas repostas a alteração do habitat variam entre as espécies e com a escala espacial. Conhecer estas associações pode ser uma ferramenta útil aos tomadores de decisão e proprietários de fazendas para manejar a paisagem, monitorando a persistência destes animais que atuam em importantes serviços ecossistêmicos.

**Palavras-Chave:** Amazônia, Fragmentação florestal, Ecologia de paisagens, Populações

### **Abstract**

The degradation of tropical forests have reduced habitat percent, creating deforested and fragmented landscapes. These changes in landscape causes many adjustments in distribution, abundance, and ability of each species to persist in an area. Because seed dispersers, pollinators, or top predators, such as bats, contribute to the structure and function of forests, they deserve particular attention as they directly affect forest integrity. Thus, understanding how the abundances of bats are affected by variation in fragmented landscape is needed to inform management and conservation action. To do so, bats were collected at 24 sites in the southern Brazilian Amazon (96 nights, 8640 m<sup>2</sup>.h / site), and landscape metrics was quantified as well. The responses to landscape features were detected for fourteen populations of phyllostomid bats along an environmental gradient of forest loss in southern Amazon. We have used multiple hypothesis approach in a model selection by AIC, to aim which landscape attribute matters most to bat populations: patch size; forest amount; habitat, matrix or landscape characteristics. This procedure was taken at five scales with radii of 1, 2, 3, 4 and 5 km, because bat species have different foraging strategies. Data were analyzed using generalized linear mixed effect models (GLMERs). Bats showed different responses to fragmented landscape: 1) The greater canopy frugivores presented landscape

associations from the smaller scale until the greatest one; *Artibeus lituratus* did not require huge forest amount at some scales (2, 3 and 4 km), but had positive associations with landscape diversity at the same scales; 2) *A. planirostris* showed similar responses, with higher abundances related to matrix classes amount (all scales) and to environmental heterogeneity; 3) *Artibeus obscurus* was more abundant where the local site was covered with trees but in 2 km scale this species chose a less forested landscape; 4) The other bats did not present positive associations with habitat metrics at local scale; 5) *Glossophaga soricina*, a nectarivore that plays a key ecosystem role, preferred more heterogeneous landscape at local scale, with negative relationships with matrix amount (2 km) and forest isolation (3 km); 6) *Lophostoma silvicola*, that seems to control arthropod populations, shows landscape associations only at 5 km, with greater abundances related to matrix and shrub vegetation amount; 7) Understory frugivorous such as *Carollia brevicauda* is more abundant in habitats with little canopy (all scales), with low isolation level requirements and *C. perspicillata* was negatively associated to habitat metrics in some scales (1-3 km), and shows higher abundance in bigger patches (4 and 5 km). In conclusion, some of these bats were sensitive to deforestation and other not, their response to habitat modification varying among species and with spatial scale. Knowing these relationships seems to be an useful tool helping environmental stakeholders and farm owners to manage the landscape, monitoring the persistence of those species that play important and/or demanded ecosystem services.

**Keywords:** Amazon, Forest fragmentation, Landscape ecology, Multi-scale approach, Populations

## 2.1. Introdução

A porcentagem de áreas alteradas do mundo é extremamente alta e continua em ascensão, associada a perdas globais de florestas de cerca de 2,3 milhões de quilômetros quadrados em uma década (Hansen et al. 2013). Os trópicos representam o único domínio climático a apresentar uma tendência de aumento de perda florestal de cerca de 2000 quilômetros quadrados por ano (Hansen et al. 2013).

Assim como a perda de habitat natural, a fragmentação também tem sido uma das maiores pressões humanas sobre a diversidade, causando isolamento das manchas

de floresta remanescente, aumentando risco de extinção (Laurance et al. 2001) e reduzindo a riqueza de espécies. Entre as causas deste processo de alteração de ambientes naturais, a pecuária se destaca como um dos mais importantes elevando os níveis de fragmentação de habitat e ameaçando a biodiversidade.

Morcegos são o grupo de mamíferos mais diverso e abundante em localidades dos trópicos (Voss & Emmons 1996), fornecendo importantes serviços ecológicos, como a dispersão de sementes e polinização (Kunz et al. 2011). A composição de espécies de morcegos pode estar associada às características ambientais (Willig et al. 2000, Stoner 2005), à disponibilidade de recursos (Aguirre et al. 2003, Giannini & Kalko 2004), à degradação do habitat (Fenton et al. 1992, Medellín, Equihua & Amin 2000, Estrada & Coates-Estrada 2002, Clarke, Pio & Racey 2005), ou à fragmentação do habitat (Gorresen & Willig 2004, Gorresen, Willig & Strauss 2005).

Quando se deseja estudar a influência da variação da paisagem, morcegos podem ser particularmente relevantes, pois utilizam diferentes tipos de habitat, que podem ser associados a distintos aspectos de sua ecologia (e.g. abrigo, forrageio, Kunz & Fenton 2006). Devido a essa característica, o número de estudos sobre morcegos em habitats fragmentados tem aumentado, especialmente nos neotrópicos (e.g. Fenton et al. 1992, Cosson, Pons & Masson 1999, Schulze, Seavy & Whitacre 2000, Gorresen & Willig 2004, Gorresen et al. 2005, Klingbeil & Willig 2009, Cisneros, Fagan & Willig 2015).

As diferenças nos padrões de forrageamento e uso dos recursos alimentares pelos morcegos levam a respostas específicas ou de acordo com a guilda para diferentes características da estrutura de paisagens. Como já foi verificado em estudos prévios, as respostas dos morcegos às características da paisagem parecem ser espécie-específicas e dependentes da escala (Gorresen & Willig 2004, Gorresen et al. 2005). Portanto estudos que desejam entender efeitos da estrutura da paisagem sobre a diversidade, devem se embasar nas variações de nível populacional. Além disso, as abordagens com multi-escalas são essenciais para interpretar quaisquer variações seja em nível de comunidade ou de população permitindo verificar relações como maior diversidade de frugívoros em áreas com maior quantidade de floresta, ou riqueza de insetívoros associada à configuração da paisagem (Klingbeil & Willig 2009).

No bioma amazônico, as florestas de terra-firme são o principal tipo de vegetação, e a riqueza de espécies de mamíferos neste habitat é muito maior que nas outras formações vegetacionais do bioma, aparentemente em função da alta heterogeneidade e diversidade florística desta floresta (Haugaasen & Peres 2005). Entretanto, o intenso desmatamento em alguns estados da Amazônia tem resultado em fragmentação e mesmo a perda de habitats ricos como esta floresta.

A faixa amazônica do estado Mato Grosso tem elevada riqueza de morcegos com pelo menos 74 das 146 espécies de ocorrência confirmada na Amazônia Brasileira (Bernard, da Cunha Tavares & Sampaio 2011), mas também já apresentou a segunda maior taxa anual de desmatamento da Amazônia Legal, perdendo apenas para o Pará (PRODES, INPE 2011). Estas taxas estão associadas ao seu histórico de ocupação e sua principal atividade econômica, a pecuária extensiva.

As alterações na paisagem causam muitos ajustes na distribuição, abundância e capacidade de cada espécie persistir em uma determinada área e, em consequência, dos serviços ecossistêmicos desempenhados pelos morcegos, tão importantes para funcionamento dos ecossistemas florestais. Compreender como as populações de morcegos são afetadas pelas alterações em uma paisagem fragmentada pode ser uma ferramenta útil para subsidiar ações de manejo e de conservação. O presente estudo tem como objetivo buscar quais características da paisagem garantem a persistência das populações mais abundantes de morcegos através de uma abordagem de múltiplas hipóteses concorrentes em uma seleção de modelos. Assim, as variáveis selecionadas podem ser usadas como ferramentas de manejo, permitindo que o gestor ou proprietário de uma fazenda possa modificar a curto ou longo prazo a paisagem para manejar a abundância destes prestadores de serviços ecossistêmicos, como por exemplo, dispersores de sementes e predadores de insetos-praga que afetem plantações locais.

## **2.2. Materiais e Métodos**

**Área de Estudo.** O estudo foi realizado no município de Alta Floresta (09°53'S, 56°28'W), localizado ao norte do estado do Mato Grosso. O município se encontra dentro do bioma amazônico e a formação vegetal originalmente dominante é a floresta

de terra firme. Atualmente, há apenas 46% de vegetação nativa restante nesta área, caracterizando o município como um dos que mais desmatam na Amazônia. A matriz antrópica é formada essencialmente de inúmeras propriedades rurais voltadas para a pecuária, constituindo assim uma paisagem de pasto relativamente homogênea (Michalski, Peres & Lake 2008).

O desenho amostral consiste de 24 sítios no município de Alta Floresta, estado do Mato Grosso, situado no arco de desmatamento da Amazônia (Figura 2-1). Para cada um destes sítios foram consideradas 5 áreas circulares de 1 a 5 km para análise espacial em multi-escalas.

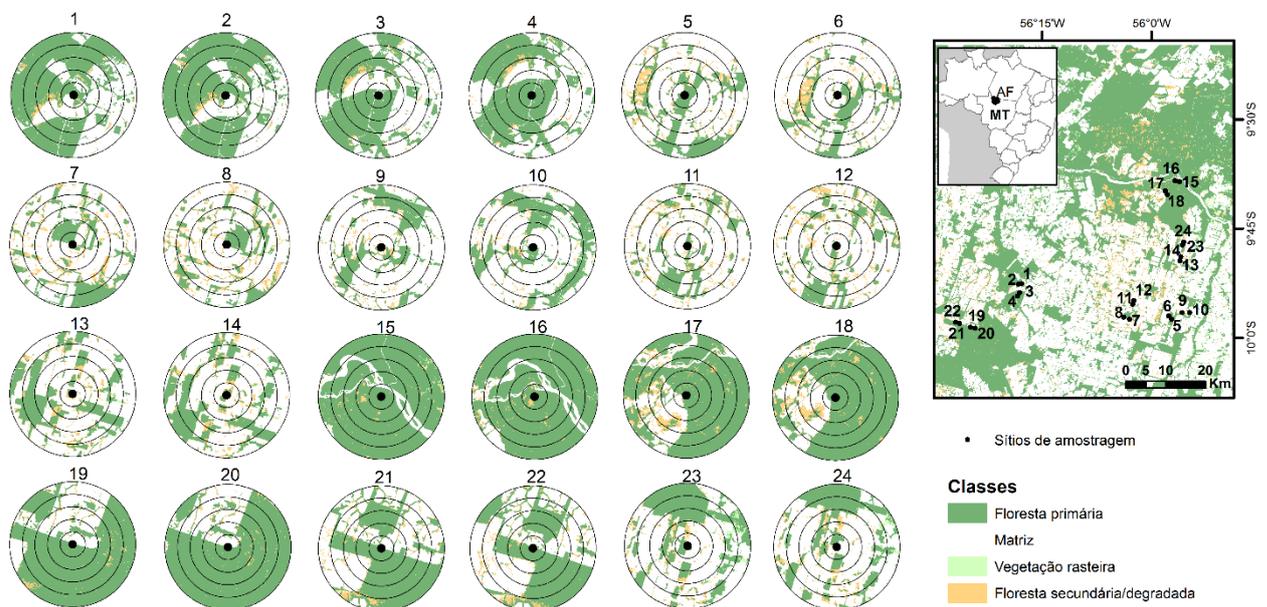


Figura 2-1. Área de Estudo no município de Alta Floresta, norte do estado do Mato Grosso e os 24 sítios amostrais com as cinco escalas focais de análise de paisagem (1- 5 km) e classes de cobertura do solo.

**Captura dos animais.** Morcegos foram coletados em 24 sítios no sul da Amazônia brasileira (96 noites, 8640 m<sup>2</sup>.h/sítio). Todos os sítios (1 km) seguem o mesmo protocolo de coletas, utilizando 12 redes de neblina (12 x 2,6 m) dispostas ao longo de trilhas (picadas abertas para o estudo) em sub-bosque, abertas seis horas por noite. Para inserir a variação sazonal foram realizadas 4 noites de coleta em cada unidade amostral

(em estações secas e chuvosas), totalizando 96 noites de coleta. Os trabalhos de campo foram realizados com amostragem de dois sítios (1 km) na mesma noite, em quatro campanhas com 12 noites de coleta, sendo duas viagens na estação seca (abril e julho de 2013) e duas viagens na estação chuvosa (outubro de 2013 e janeiro de 2014). O esforço amostral total não variou entres os sítios, com 8640 m<sup>2</sup>.h/ sítio (totalizando 207360 m<sup>2</sup>.h), calculado de acordo com Straube & Bianconi (2002), multiplicando a área de cada rede pelo tempo de exposição em campo, pelo número de repetições e pelo número de redes.

Os indivíduos capturados tiveram os dados biométricos registrados (peso e comprimento do antebraço), sendo em seguida identificados e liberados no local da captura. Todos os indivíduos capturados receberam marcações com o número do sítio, para verificar se um indivíduo usa mais de um sítio, ou se há troca entre eles. O número do sítio foi colocado na parte inferior da membrana da asa através de marcação temporária por pontos (~1 ano).

A identificação das espécies segue Gardner (2007), Lim & Engstrom (2001) e Díaz, Aguirre & Barquez (2011). Exemplares-testemunho das espécies registradas foram coletados e depositados na Coleção de Mamíferos da Universidade de Brasília. As coletas e capturas foram autorizadas pela licença do ICMBIO (SISBIO 36201-2).

**Variáveis Resposta.** Foram selecionadas 14 espécies mais abundantes e com maior frequência de ocorrência nos sítios, segundo os critérios: ocorrer pelo menos em 10 sítios e ter mais de 24 indivíduos. As espécies são: 1) Frugívoros de Sub-bosque: *Carollia perspicillata* (Linnaeus 1758), *Carollia brevicauda* (Schinz 1821), *Rhinophylla pumilio* Peters 1865, *Rhinophylla fischeriae* Carter 1966; 2) Frugívoros de Dossel: *Platyrrhinus incarum* (Thomas 1912), *Uroderma bilobatum* Peters, 1866, *Dermanura cinerea* Gervais 1856, *Artibeus planirostris* (Spix 1823), *Artibeus obscurus* (Schinz 1821), *Artibeus lituratus* (Olfers 1818); 3) Onívoros: *Phyllostomus elongatus* (É. Geoffroy 1810), *Lophostoma silvicola* d'Orbigny 1836; 4) Nectarívoros: *Lonchophylla thomasi* (J.A. Allen 1904), *Glossophaga soricina* (Pallas 1766).

Os dados de abundância, muitas vezes são auto correlacionados espacialmente, violando premissas de muitas técnicas estatísticas, levando a conclusões enviesadas (Legendre 1993). Para testar a existência de auto correlação espacial, foi utilizado o

teste de I de Moran (Moran 1950) nos resíduos dos modelos. Os resultados dos testes não foram significativos, não registrando autocorrelação espacial entre as variáveis nos locais de amostragem, de modo que não houve necessidade de explicar a correlação espacial entre as variáveis nos locais de amostragem.

**Variáveis de paisagem.** A paisagem foi previamente mapeada por classificação não-supervisionada das imagens de satélite Landsat 5 TM do município no ano de início das coletas de dados em campo (2013), obtidas no banco de dados do INPE (<http://www.dgi.inpe.br/CDSR/>). As classificações foram realizadas com o programa ENVI 4.7 (<http://www.envi.com.br/>) para a identificação das classes (floresta primária, matriz de pasto, áreas de vegetação com rebrota e ou arbustiva e áreas muito alteradas, mas que não são consideradas pasto).

As métricas da paisagem (McGarigal & Marks 1995) foram obtidas no software ArcGis 9.3, por meio da extensão Patch Analyst. Com o objetivo de evitar a utilização de métricas redundantes, optou-se por verificar colinearidade e autocorrelação das variáveis. Primeiramente, evitou-se a multicolinearidade nos modelos por meio da exclusão de variáveis de paisagem com fatores de inflação da variância  $> 10$ , utilizando a função *vif()* do pacote *car* no R.

Como a abordagem da análise é exploratória, por ter muitas variáveis, modelos e hipóteses, foi escolhido um valor de corte para inflação da variância (*vif*) menos conservativo (7) que o tradicional (cerca de 4). Mesmo com esta seleção inicial de variáveis não infladas, ainda foi necessário resolver duas questões de colinearidade: 1) a variável Caf (quantidade de área florestada) indicava colinearidade com algumas outras métricas, mas por ser uma das variáveis explicativas mais importantes, optou-se por fazer um tratamento de resíduos para retirar efeito de Caf sobre as outras variáveis e; 2) a variável Cad (quantidade de área alterada) mesmo após estes dois tratamentos ainda apresentava colinearidade e foi retirada da análise.

As variáveis selecionadas foram: Tamanho do Fragmento (*Psize*), Área de Floresta (*Caf*), Número de Fragmentos (*NumPf*), Tamanho Médio dos Fragmentos (*MPSf*), Índice de Forma dos Fragmentos (*MSIf*), Índice de proximidade de área florestada (*MPIf*), Distância Média do fragmento mais próximo (*MNNf*), Área de matriz (*Cam*), Área de vegetação em rebrota/ arbustiva (*Cau*), Índice de proximidade de área de matriz (*MPI<sub>m</sub>*), Índice de proximidade de área de vegetação em rebrota/

arbustiva (MPIu), Índice de proximidade de área alterada (MPId), e Índice de Diversidade de Shannon para paisagem (SDI). Por fim, estas variáveis foram escalonadas através do score  $Z$ , função *scale* () do R.

Tabela 2-1. Métricas de paisagem, siglas e seus significados. CP são métricas de composição da paisagem e CF são métricas de configuração da paisagem.

Abreviação	Tipo	O que é?	O que representa?
<b>Psize</b>	CP	Tamanho real do fragmento em que se encontra a amostra	Tamanho do Fragmento
<b>Ca</b>	CP	Percentual da classe de cobertura do solo na paisagem	Quantidade relativa daquela classe na paisagem (Caf- floresta, Cam- matriz de pasto, Cau- vegetacao arbustiva)
<b>NumPf</b>	CP	Número de fragmentos de floresta na paisagem	Fragmentação da Paisagem
<b>MPSf</b>	CP	Tamanho médio de fragmentos	Quantidade e Qualidade do habitat
<b>MNNf</b>	CF	Distância média dos fragmentos vizinhos mais próximos	Isolamento dos fragmentos (média das distâncias mais curtas)
<b>MPI</b>	CF	Índice de proximidade das manchas de floresta	Isolamento de forma geral, de cada classe (MPIf, MPIm, MPIu)
<b>MSif</b>	CF	Índice de forma das manchas de floresta	Nível de recortes e efeito de borda
<b>SDI</b>	CP	Índice de Diversidade de Shannon da paisagem	Nível de heterogeneidade horizontal da paisagem

**Análises Estatísticas.** As análises se basearam em múltiplas hipóteses concorrentes, que se baseiam nas teorias que fundamentam a ecologia de paisagens e os estudos de fragmentação (teoria de biogeografia de ilhas, MacArthur & Wilson 1963). Modelos lineares generalizados de efeito misto foram usados (*glmer*, R Development Core Team 2013), porque quando se trabalha com estudos observacionais com efeitos aleatórios é necessária grande atenção a pseudoreplicação, e saber como reconhecê-la (Crawley 2007b, ver Cap. 19. Mixed-Effects Models), controlando o ruído da variação espacial através dos blocos aleatórios do *glmer*. Essas hipóteses concorrentes (Tabela 2-2) são descritas por um ou mais modelos, e este conjunto de modelos definidos *a priori* foi submetido a uma seleção de modelos com base no Critério de Informação de Akaike (AIC; Anderson & Burnham 2002).

O AIC indica o desvio entre a distribuição proposta no modelo e a distribuição do conjunto de dados, sendo que o modelo com menor AIC representa uma distribuição mais plausível. Entretanto, pela teoria da informação de Akaike, entre os modelos concorrentes, também são considerados plausíveis aqueles com  $\Delta\text{AIC} < 2$  (delta-

AIC: diferença entre o menor valor de AIC e o valor do modelo analisado). Desta forma, como podem ser gerados mais de um modelo que explique a distribuição da variável resposta, os modelos mais plausíveis para cada variável resposta (14 populações de morcegos mais abundantes) foram selecionados com os seguintes critérios: 1) Modelos que apresentam  $\Delta AIC < 2$  são considerados bons modelos; os demais são excluídos; 2) Se o modelo nulo estiver entre os modelos com  $\Delta AIC < 2$ , nenhum modelo selecionado é plausível para aquela variável; 3) Modelos selecionados que não atendem as premissas dos testes de modelo linear (lm) também são excluídos (análise de resíduos).

Tabela 2-2. Múltiplas hipóteses concorrentes, com modelos lineares generalizados de efeito misto foram usados (Glm) para testar quais características da paisagem subsidiam a persistência de 14 espécies de morcegos na região.

Hipóteses Concorrentes		Modelos		
Hipóteses centradas na Floresta	<b>Hipótese 1. Só o Tamanho do Fragmento importa</b>	m1) $Y \sim Psize$		
	<b>Hipótese 2. Só a Area total de Habitat importa</b>	m2) $Y \sim Caf$		
		m3) $Y \sim Caf + MPSf + NumPf + MPIf + MSIf + MNNf$ m4) $Y \sim MPSf + NumPf + MPIf + MSIf + MNNf$		
	<b>Hipótese 3. Só o habitat importa</b>	m5) $Y \sim Caf + MPSf + NumPf$ m6) $Y \sim MPSf + NumPf$ m7) $Y \sim Caf + MPIf + MSIf + MNNf$ m8) $Y \sim MPIf + MSIf + MNNf$		
		<b>Hipótese 4. Só a matriz importa</b>	m9) $Y \sim Cam + Cau + MPId + MPIu + MPIm$ m10) $Y \sim Cam + Cau$ m11) $Y \sim MPId + MPIu + MPIm$	
			<b>Hipótese 5. A diversidade da paisagem é o determinante</b>	m12) $Y \sim Caf + Cam + Cau + SDI$ m13) $Y \sim Caf + Cam + Cau$ m14) $Y \sim SDI$
				<b>Hipótese 6. Tudo importa</b>
	<b>Hipótese 7. Nada importa</b>	m16) $Y \sim 1$		

Variáveis de Paisagem: Psize (Tamanho do fragmento), Caf (Area Total de Floresta), MPSf (Tamanho Médio dos Fragmentos de Floresta), NumPf (Número de Fragmentos de Floresta), MPIf (Índice de Proximidade dos Fragmentos Florestais), MSIf (Índice de Forma dos Fragmentos Florestais), MNNf (Índice de Vizinho Florestal Mais Próximo), Cam (Área Total de Matriz), Cau (Área Total de Vegetação Rasteira até 3 m), MPId (Índice de Proximidade de Áreas Alteradas, MPIu (Índice de Proximidade de Áreas de Vegetação Rasteira até 3 m), MPIm (Índice de Proximidade de Áreas de Matriz), SDI (Índice de Diversidade de Shannon para Paisagem, ou Heterogeneidade Horizontal)

## 2.3. Resultados

Um esforço amostral total de 207.360 m<sup>2</sup>.h resultou na captura de 1638 filostomídeos representando 43 espécies em 24 sítios no sudeste da Amazônia Brasileira (96 noites, 8640 m<sup>2</sup>.h / sítio). A riqueza variou de 8-20 espécies, e a abundância entre 22-154 indivíduos. A abundância total de determinadas espécies variou em duas ordens de grandeza, de 1 (*Vampyrum spectrum*) para 714 (*Carollia perspicillata*). As análises focaram as 14 espécies de morcegos filostomídeos mais abundantes na área (Tabela 2-3, Figura 2-2).

Tabela 2-3. Lista de espécies de morcegos filostomídeos mais abundantes, número total de indivíduos por espécie em cada sítio amostrado em uma área no sul da Amazônia. Guildas: FS (Frugívoro de Sub-bosque), FD (Frugívoro de Dossel), O (Onívoro), N (Nectarívoro).

Espécies	Guilda	Sítios																								Total de indivíduos
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	FS	35	27	16	23	9	65	17	35	14	20	21	13	101	119	13	31	19	8	12	25	14	17	25	35	714
<i>Rhinophylla pumilio</i> Peters, 1865	FS	16	5	4	8	2	2	0	1	1	2	3	0	1	1	9	14	10	9	6	5	12	6	7	7	131
<i>Artibeus planirostris</i> (Spix, 1823)	FD	10	1	8	14	1	7	0	21	7	0	1	10	1	1	1	3	4	3	2	13	13	1	3	3	128
<i>Carollia brevicauda</i> (Schinz, 1821)	FS	2	3	8	0	0	6	1	16	15	0	2	0	18	13	5	0	0	2	2	5	9	2	2	6	117
<i>Artibeus obscurus</i> (Schinz, 1821)	FD	5	0	6	12	0	1	3	15	1	2	0	0	1	3	1	3	0	0	5	1	4	1	0	0	64
<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	FD	7	1	0	5	3	2	3	4	0	3	4	0	5	1	2	3	7	2	0	8	2	0	0	1	63
<i>Phyllostomus elongatus</i> (É. Geoffroy, 1810)	O	3	0	1	4	3	2	2	1	2	0	1	2	6	1	0	0	2	1	4	0	4	1	4	3	47
<i>Lophostoma silvicola</i> d'Orbigny, 1836	O	4	1	0	3	1	1	0	0	2	2	2	8	2	2	5	1	2	0	1	0	2	2	2	0	43
<i>Dermanura cinerea</i> Gervais, 1856	FD	2	3	2	0	1	4	1	1	0	0	4	0	2	3	0	1	2	0	1	1	1	2	3	6	40
<i>Lonchophylla thomasi</i> (J.A. Allen, 1904)	N	3	2	7	2	0	0	0	1	0	2	0	0	2	1	0	4	3	3	0	2	3	2	0	3	40
<i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766)	N	0	1	6	1	0	0	0	1	1	3	3	0	4	1	0	1	1	0	0	1	1	0	10	2	37
<i>Platyrrhinus incarum</i> (Thomas, 1912)	FD	0	1	0	2	0	4	2	1	1	1	4	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	5	0	3	30
<i>Uroderma bilobatum</i> Peters, 1866	FD	1	0	2	6	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	5	0	0	0	1	1	5	3	27
<i>Rhinophylla fischeriae</i> Carter, 1966	FS	0	1	0	0	0	0	5	1	0	0	6	0	0	1	4	2	1	0	0	0	0	0	4	1	26

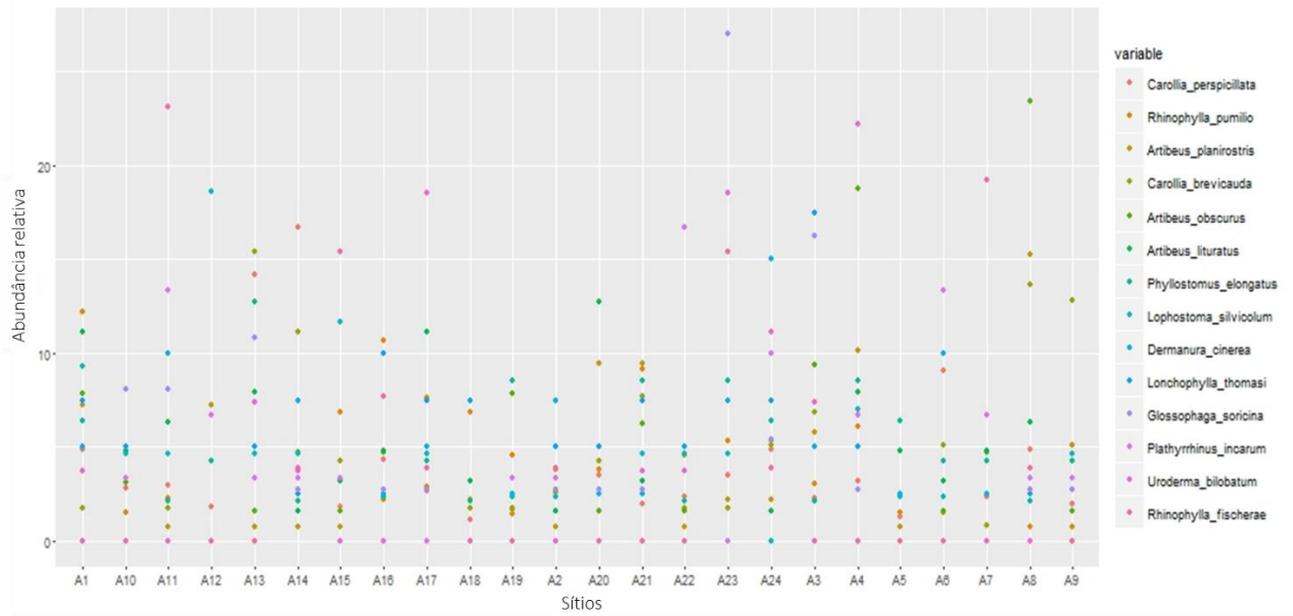


Figura 2-2. Abundância relativa das espécies de morcegos nos 24 sítios amostrados no sul da Amazônia.

As relações observadas entre abundância e métricas da paisagem, dentro das hipóteses concorrentes testadas são nitidamente espécie-específicas e dependentes de escalas (Tabela 2-4). Os dados completos da seleção de modelos em cada escala estão no Material Suplementar, nas tabelas 2.6. Material Suplementar

S 1 (escala 1 km), tabela S 2 (escala 2 km), tabela S 3 (escala 3 km), tabela S 4 (escala 4 km) e tabela S 5 (escala 5 km). Além disso, no Material Suplementar também consta tabela com todas as métricas de paisagem em cinco escalas para 24 sítios de uma área fragmentada no sul da Amazônia (Tabela S 6). Entre os frugívoros, três espécies mostraram comportamento diferenciado dos demais: *U. bilobatum* não é afetado por nenhuma das características de paisagem em nenhuma escala; *A. lituratus* responde a várias características de toda a paisagem e *A. planirostris* tem relação com características da matriz até 3 km e depois responde a paisagem de forma geral. Dentre os nectarívoros, *G. soricina* responde a heterogeneidade ambiental em uma escala local (1 km), mas na segunda escala responde às características da matriz, e na terceira escala ao habitat (ex. distância e forma das manchas de habitat). *Lonchophylla thomasi* não é afetado por nenhuma das características de paisagem em nenhuma escala.

As abundâncias de oito espécies foram associadas positivamente com habitat, e as abundâncias de sete espécies foram associadas negativamente com habitat em uma ou mais escalas espaciais (Tabela 2-4). Considerando a matriz, foram verificadas cinco espécies indicando associações positivas e três espécies com associações negativas a este componente em diversas escalas. A heterogeneidade de paisagem afeta positivamente as abundâncias de apenas três espécies: *Artibeus planirostris*, *Artibeus lituratus* e *Glossophaga soricina*. Por fim, a abundância de três espécies (*Lonchophylla thomasi*, *Phyllostomus elongatus* e *Uroderma bilobatum*) não foi relacionada a nenhuma característica de paisagem em qualquer escala focal.

Tabela 2-4. Modelos selecionados (em negrito) nas cinco escalas de análise, para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia.

Espécies	Guilda	1 km			2 km			3 km			4 km			5 km		
		mod	DeltaAICc /AICcWt	Sinal	mod	DeltaAICc /AICcWt	Sinal	mod	DeltaAICc /AICcWt	Sinal	mod	DeltaAICc /AICcWt	Sinal	mod	DeltaAICc /AICcWt	Sinal
<i>Carollia perspicillata</i>	FS	5	<b>0/0,99</b>	MPSf (-) Numpf (-)	4	<b>0/0,93</b>	MPSf, MPIf (-), NumPf, MSif, MNNf	9	<b>0/0,99</b>	Cam(-), Cau(-), MPId(-), MPIu, MPIIm(-)	1	<b>0/0,98</b>	Psize	1	<b>0/0,93</b>	Psize
<i>Carollia brevicauda</i>	FS	13	<b>0/0,84</b>	Caf(-),Cam(-) Cau (-)	7	<b>0/0,94</b>	Caf(-), MPIf (-), MSif, MNNf (-)	3	<b>0/0,49</b>	Caf(-), MPSf(-), NumPf(-), MPIf(-)	7	<b>0/0,51</b>	Caf(-), MPIf(-) MSif MNNf (-)	13	<b>0/0,43</b>	Caf(-), Cam(-) Cau
<i>Rhinophylla pumilio</i>	FS	Nulo	1,4/0,24	NA	6	<b>0/0,94</b>	MPSf, NumPf	Nulo	1,04/0,22	NA	Nulo	0,73/0,22	NA	Nulo	0,2/0,23	NA
<i>Rhinophylla fischeriae</i>	FS	1	<b>0/0,47</b>	Psize(-)	1	<b>0/0,58</b>	Psize	1	<b>0/0,74</b>	Psize	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Platyrrhinus incarum</i>	FD	2	<b>0/0,70</b>	Caf (-)	13	<b>0/0,44</b>	Caf, Cam	2	<b>0/0,53</b>	Caf	2	<b>0/0,60</b>	Caf	Nulo	1,57/0,22	NA
<i>Uroderma bilobatum</i>	FD	Nulo	0/0,43	NA	Nulo	0/0,39	NA	Nulo	0/0,35	NA	Nulo	0/0,20	NA	Nulo	0/0,33	NA
<i>Dermanura cinerea</i>	FD	13	<b>0/0,24</b>	Caf(-), Cam Cau(-)	Nulo	0/0,39	NA	Nulo	1,25/0,17	NA	Nulo	0,21/0,25	NA	Nulo	0/0,27	NA
<i>Artibeus planirostris</i>	FD	11	<b>0/0,64</b>	MPId (-) MPIu (-) MPIIm (-)	11	<b>0/0,56</b>	MPId, MPIu (-), MPIIm	11	<b>0/0,98</b>	MPId(-), MPIu MPIIm (-)	12	<b>0/0,98</b>	Caf (-), Cam, Cau SDI	12	<b>0/0,99</b>	Caf, Cam, Cau, SDI
<i>Artibeus obscurus</i>	FD	6	<b>0/0,66</b>	Caf, MPSf(-) NumPf(-)	2	<b>0/0,38</b>	Caf (-)	Nulo	1,35/0,18	NA	Nulo	1,94/0,11	NA	Nulo	1,41/0,18	NA
<i>Artibeus lituratus</i>	FD	Nulo	0/0,37	NA	12	<b>0/0,58</b>	Caf(-), Cam, SDI	12	<b>0/0,76</b>	Caf(-), Cam, Cau, SDI	12	<b>0/0,21</b>	Caf(-), Cam, Cau(-) SDI	8	<b>0/0,29</b>	MPIf MSif MNNf (-)
<i>Lonchophylla thomasi</i>	N	Nulo	0/0,26	NA	Nulo	0/0,39	NA	Nulo	0/0,25	NA	Nulo	0/0,23	NA	Nulo	0/0,27	NA
<i>Glossophaga soricina</i>	N	14	<b>0/0,89</b>	SDI	10	<b>0/0,49</b>	Cam(-)	8	<b>0/0,53</b>	MPIf, MSif MNNf (-)	Nulo	1,56/0,19	NA	Nulo	1,39/0,2	NA
<i>Phyllostomus elongatus</i>	O	Nulo	0/0,46	NA	Nulo	0/0,41	NA	Nulo	0/0,39	NA	Nulo	0/0,49	NA	Nulo	0/0,50	NA
<i>Lophostoma silvicola</i>	O	Nulo	0/0,47	NA	Nulo	0,43/0,18	NA	Nulo	0,03/0,25	NA	Nulo	0,23/0,29	NA	10	<b>0/0,60</b>	Cam Cau

**Modelos:** 1.Tamanho Fragmento; 2.Área Floresta; 3.Composição e Configuração (com área floresta); 4.Composição e Configuração (sem área floresta); 5.Composição (com área floresta); 6.Composição (sem área de floresta); 7.Configuração(c/ área floresta); 8.Configuração(s/área floresta); 9.Composição+Configuração; 10.Composição Matriz; 11.Configuração Matriz; 12.Areas classes+Índice; 13.Areas classes; 14.Índice de Divers.; 15.Global; 16.Nulo/ **Variáveis de Paisagem:** Tamanho do Fragmento (Psize), Área de Floresta (Caf), Número de Fragmentos (NumPf), Tamanho Médio dos Fragmentos (MPSf), Índice de Forma dos Fragmentos (MSif), Índice de proximidade de área florestada (MPIf), Distancia Media do fragmento mais próximo (MNNf), Área de matriz (Cam), Área de vegetação em rebrota/ arbustiva (Cau), Índice de proximidade de área de matriz (MPIIm), Índice de proximidade de área de vegetação em rebrota/ arbustiva (MPIu), Índice de proximidade de área alterada (MPId), e Índice de Diversidade de Shannon para paisagem (SDI)

Em uma visão mais metodológica dos resultados, buscando avaliar como e quais variáveis de paisagem afetam a abundância de morcegos, nota-se que a área total de habitat (floresta) é a que tem mais impacto sobre esses animais, seguida das duas áreas consideradas matriz (área de matriz-pasto e de vegetação arbustiva com rebrota), sendo que, contra-intuitivamente, mais espécies tem associação positiva com a matriz do que com floresta. A diversidade de paisagem, forma e tamanho dos fragmentos tiveram de forma geral, influência positiva sobre esses morcegos (Figura 2-3).

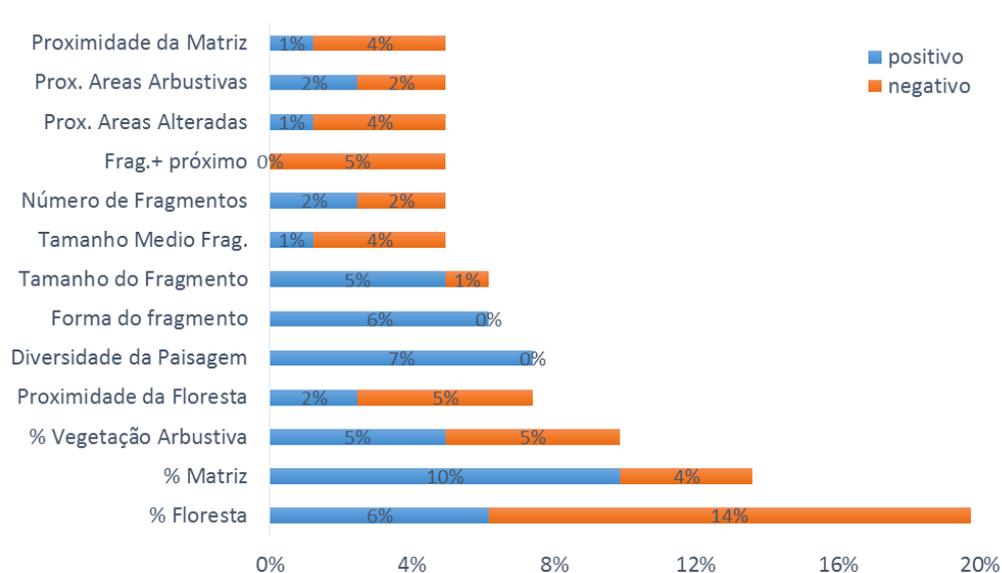


Figura 2-3. Frequência e sinal do efeito de cada variável de paisagem sobre a abundância das 14 espécies de morcegos analisadas.

## 2.4. Discussão

Respostas das populações de morcegos às características da paisagem são dependentes de escala (Tabela 2-4). As características de habitat mostraram maior influência sobre estas 14 espécies de morcegos, seguida das áreas de matriz (pasto e de vegetação arbustiva com rebrota). Ao contrário do que se esperava mais espécies têm associação positiva com a matriz do que com floresta. Como um resultado mais global destes prestadores de serviços ecossistêmicos (dispersão de sementes, polinização, controle de pragas), a diversidade de paisagem, forma e tamanho dos fragmentos tiveram influência positiva sobre estes animais, indicando que manter paisagens diversas compostas por fragmentos de habitat maiores e com formas menos recortadas

que reduzam seu efeito de borda pode ser um conjunto de medidas ideais para que um gestor ou proprietário de terras possa assegurar a persistência destes animais e de seus serviços na região.

Sabe-se que os efeitos da fragmentação podem agir em múltiplas escalas, assumindo relações espécie-específicas, devido a traços comportamentais ou de história de vida (Kareiva 1990). Entretanto, estudos anteriores tradicionalmente avaliavam a resposta de uma espécie à estrutura espacial do habitat em uma escala única, baseada quase sempre na medida do fragmento (Fahrig 2003). Até o presente, existem três trabalhos que avaliam respostas em diferentes escalas em florestas tropicais fragmentadas em morcegos (Paraguai, Gorresen & Willig 2004, Peru, Klingbeil & Willig 2009, México, Ávila-Gómez et al. 2015). A diferença de esforço amostral é grande entre eles, sendo que o presente trabalho usou o dobro do esforço usado no Peru, e foi um pouco maior que o usado no Paraguai; o esforço amostral no México foi bastante reduzido. A vegetação do Paraguai é uma floresta sub-tropical semi-decídua, no México uma floresta tropical e no Peru floresta amazônica como neste estudo, mas os pontos de coleta seguem uma rodovia. Outra questão que diferencia os estudos são o número de sítios: 24 sítios (Brasil, este trabalho), 14 sítios (Paraguai e Peru), 6 sítios (México).

Para diversos táxons em uma variedade de habitats, a composição da paisagem tem um maior impacto sobre a abundância de espécies em mosaicos de habitat do que a configuração espacial (McGarigal & McComb 1995, Villard, Trzcinski & Merriam 1999, Gorresen & Willig 2004). Este padrão foi verificado para alguns morcegos frugívoros em floresta amazônica fragmentada no Peru (Klingbeil & Willig 2009) e no Brasil (presente estudo, Tabela 4). As características de configuração da paisagem afetaram a abundância dos morcegos frugívoros mais comuns (gênero *Carollia* e *Artibeus*). As espécies frugívoras de forma geral parecem estar associadas a características do habitat, variando tipo de resposta por escala, mas com uma tendência a responder às características de composição (tamanho do fragmento, quantidade de floresta). As abundâncias dos dois onívoros apontam a ausência de preferências a qualquer característica da paisagem para *P. elongatus*, e resposta de *L. silvicola* à composição da matriz na escala maior (5 km). Além destas associações que variam com

espécie e escala, foram obtidas tanto relações positivas, quanto negativas entre abundâncias e métricas da paisagem.

**FRUGÍVOROS DE SUB-BOSQUE.** Em uma escala local (1 km), *Carollia perspicillata* prefere paisagens com menos área de floresta e menor nível de fragmentação (relação negativa com tamanho médio e número de fragmentos florestais), o que também foi constatado na Amazônia peruana na mesma escala (relação negativa com área de floresta, Klingbeil & Willig 2009). Essa espécie é generalista e necessita de ambientes de borda, clareiras e/ou alterados onde haja grande oferta de vegetação arbustiva da qual se alimenta (Fleming 1988, Marinho-Filho 1991). Em uma segunda escala, responde negativamente ao índice de proximidade do habitat, mantendo a preferência por fragmentos menos isolados (voos de forrageio curtos, de 1,2 km a 2,5 km, em cada noite Norberg & Rayner 1987, Bernard & Fenton 2003), e tem mais abundância em manchas mais recortadas, ou seja, com mais bordas e vegetação arbustiva. Na escala de 3 km, este morcego tende a ser mais abundante em áreas com matriz próxima, mantendo seu padrão associado à esta área. Entretanto, nos remanescentes de mata atlântica do Paraguai, responde positivamente a quantidade de floresta e número de fragmentos nesta escala, provavelmente porque dentre os estudos citados é o que apresenta menor montante de área florestada. Na quarta e quinta escala responde positivamente ao tamanho do fragmento, indo ao contrário das respostas obtidas no Paraguai, onde foi identificada uma relação negativa com tamanho do fragmento (Gorresen & Willig 2004), novamente um padrão que parece ser uma adaptação da espécie a ambientes com nível de fragmentação e perda de habitat tão elevados, que o animal tende a ser mais exigente na quantidade de habitat.

*Carollia brevicauda* apresentou maior abundância em áreas com menor cobertura de floresta em todas as escalas, mas sua persistência em uma área depende também de outros fatores. Na escala de 2 km, chamam atenção duas relações que indicam preferência por fragmentos mais próximos e por fragmentos mais recortados, ou seja, mais borda e mais oferta de alimento. Nas terceira e quarta escalas, a espécie continua buscando fragmentos menos isolados e recortados; e na quinta escala, este frugívoro busca áreas com mais vegetação arbustiva e rebrota, onde poderia estar uma segunda fonte de alimento caso as ofertas das escalas locais não sejam suficientes (voos mais longos, 5,6 km, Bernard & Fenton 2003). Assim como no presente estudo, no

Peru, esta espécie respondeu negativamente à área de floresta em todas as escalas analisadas (1, 3 e 5 km, Klingbeil & Willig 2009). O padrão de preferência por áreas mais alteradas era esperado, visto que são animais menos frequentes em florestas maduras.

O frugívoro *Rhinophylla pumilio* apresentou respostas apenas na escala de 2 km, sendo mais abundante em áreas de maior nível de fragmentação, mas com manchas de tamanho maior. Em outro estudo, este morcego preferiu fragmentos mais próximos na escala de 3 km (Peru, Klingbeil & Willig 2009). Este tipo de resposta era esperado, pois a espécie tem maior frequência de captura em fragmentos florestais do que em floresta contínua primária (Bernard & Fenton 2003). O congênera *R. fischeriae* apresentou respostas apenas ao tamanho do fragmento nas primeiras três escalas, com preferência para fragmentos menores em escala local e maiores em escalas medianas. Na Amazônia peruana, esta espécie esteve associada a forma das manchas de habitat na maior escala (5 km), o que indica que prefere fragmentos com menor borda, mas esta resposta em uma escala tão grande não era esperada visto que distâncias lineares percorridas pela espécie são conhecidamente baixas (0.3 km, Bernard & Fenton 2003). Neste cenário, os morcegos do gênero *Carollia* parecem utilizar a paisagem em todas as escalas analisadas (de 1 a 5 km), e o gênero *Rhinophylla* em geral, utilizariam apenas nas escalas menores (de 1 a 3 km), o que reflete o tamanho dos vôos conhecidos para cada gênero *Carollia* (1,2 a 5,6 km) e *Rhinophylla* (0,3 km, Bernard & Fenton 2003).

**FRUGÍVOROS DE DOSSSEL.** *Platyrrhinus incarum* é um dos pequenos frugívoros de dossel e apresentou preferências por áreas com menor quantidade de floresta na escala local. Entretanto, quando se avalia a paisagem em escalas acima de 2 km tem associações positivas com a área de cobertura florestal até 4 km. *Dermanura cinerea* é outro animal que parece não forragear muito longe do abrigo (1,5 km lineares/vôo, Bernard & Fenton 2003), apresentando respostas apenas na primeira escala, preferindo um habitat mais mesclado, com menos área florestada e mais área de matriz. Por utilizarem a vegetação como abrigo, modificando folhas em tendas (Simmons & Voss 1998), estes dois pequenos frugívoros de dossel possivelmente preferem áreas de vegetação secundária, onde se encontra grande diversidade de itens alimentares e alta densidade de folhas para os abrigos destas espécies.

Sobre os grandes frugívoros de dossel, *Artibeus planirostris* e *A. lituratus* tem tendência a utilizar todas as escalas da paisagem, ao contrário de *A. obscurus* que parece ter um forrageio mais local com respostas até 2 km. Este último prefere áreas com mais cobertura florestal e menos fragmentadas na escala de 1 km, e com menos áreas de floresta na segunda escala. Este padrão de associação a áreas com menos floresta, também foi verificado nas escalas de 1 e 3 km no Peru (Klingbeil & Willig 2009). A escala de resposta destes três morcegos era esperada, pois *A. planirostris* tem vôos de até 5,5 km e *A. obscurus* tem voos de até 2,3 km (Bernard & Fenton 2003).

*Artibeus planirostris* apresentou relação negativa com alguns índices de proximidade de classes de uso do solo nas primeiras três escalas, o que indica que a espécie prefere um ambiente onde tenha acesso rápido a vários de tipos de cobertura do solo (floresta, matriz, vegetação arbustiva). Esta associação não era esperada, visto que é um animal que percorre maiores distâncias em busca de alimento, que vem do dossel de áreas florestais. Mas observando a resposta nas escalas 4 e 5 km, nota-se que a abundância é maior onde há mais heterogeneidade ambiental. E comparando este padrão, aos encontrados no Peru, a mesma espécie responde negativamente a área florestada em três escalas (1, 3 e 5 km, Klingbeil & Willig 2009).

*Artibeus lituratus* não tem alterações em sua abundância causadas pela paisagem em uma escala local (1 km), mas a partir da segunda escala registra suas maiores frequências em ambientes mais diversos (maior heterogeneidade ambiental, SDI +). Apresenta relações positivas com área de matriz e negativa com área de floresta até os 4 km de escala, mantendo a preferência a paisagens com presença de matriz e áreas de vegetação arbustiva. Em um estudo no Paraguai, esta espécie apresentou baixas abundâncias em paisagens com fragmentos muito isolados (escala 1 km) e em fragmentos com muita borda (escala 5 km, Gorresen & Willig 2004). Em outro no México, apresentou associação negativa a quantidade de floresta nas escalas 1 e 3 km, e uma associação positiva ao habitat na escala de 5 km (Ávila-Gómez et al. 2015).

NECTARÍVOROS. Neste grupo, apenas *Glossophaga soricina* apresentou mudanças em sua abundância causada por características da paisagem. Um dos nectarívoros mais freqüentemente encontrados em inventários locais, ocorre em todos os biomas brasileiros (Marinho-Filho & Sazima 1998). Na primeira escala tem preferência por ambientes mais heterogêneos, o que pode estar diretamente associado à diversidade

floral e oferta alimentar. Na escala de 2 km, tem preferência por paisagens onde a matriz não é predominante, e na escala 3 km apresenta relação positiva com o índice de forma (MSI), sendo mais abundante em fragmentos mais recortados. No Paraguai, esse nectarívoro apresentou altas abundâncias em ambientes com fragmentos maiores nas escalas locais (1 km) e baixas abundâncias em paisagens com alto grau de isolamento dos fragmentos (5 km, Gorresen & Willig 2004). Já no México, *G. soricina* esteve associada positivamente a quantidade de floresta nas escalas 1 e 3 km, mas com uma associação negativa ao habitat na escala de 5 km (Ávila-Gómez et al. 2015). As associações à característica da paisagem em uma escala de 5 km dos outros estudos não eram esperadas visto que a espécie faz voos curtos (0,2 km, Bernard & Fenton 2003).

ONÍVOROS. Dos representantes desta guilda, apenas *Lophostoma silvicola* respondeu a paisagem, e apenas na escala maior (5 km), respondendo positivamente a quantidade de floresta e de vegetação arbustiva. Esta última provavelmente aumenta a oferta alimentar de insetos para este morcego. Na Amazônia peruana, este animal também respondeu exclusivamente nesta escala (5 km) e com preferência para paisagens mais diversas (Klingbeil & Willig 2009). A dieta de *L. silvicola* é constituída principalmente por insetos, embora também consuma frutos (Bernard & Fenton 2002, Giannini & Kalko 2004). É uma das poucas espécies de morcegos capazes de construir seus abrigos, escavando ninhos arbóreos ativos de térmitas (Dechmann et al. 2005). A resposta em escalas maiores corresponde à capacidade da espécie em atravessar grandes distâncias entre o abrigo e o local de forrageio (330 ha, Bernard & Fenton 2003).

## CONSERVAÇÃO FORA DE ÁREAS PROTEGIDAS

Os humanos são responsáveis por alterar mais de 77% da configuração da superfície terrestre, sendo 40% usados para agricultura e pecuária e o 37% permanece como habitat natural, mas em forma de ilhas imersas em áreas alteradas (Ellis et al. 2010). Somando-se estes valores, estas áreas naturais fragmentadas ocupam uma área muito maior que as áreas naturais não fragmentadas (~22%). Isso remete diretamente à necessidade de entender a variação da diversidade das manchas de habitat, para garantir o sucesso da conservação da biodiversidade no mundo (Ellis et al. 2010).

Portanto, se as áreas protegidas não são o suficiente para conservar a maior parte da biodiversidade presente, espécies nativas têm que lutar pela sobrevivência nestes habitats destinados para atividades antrópicas de produção, mantendo suas estruturas básicas e funções ecossistêmicas originais. Isso pode ser visto no caso da função de dispersão de sementes, onde morcegos frugívoros tem um grande peso na manutenção da diversidade nos ecossistemas, e qualquer impacto em suas populações pode afetar a regeneração da cobertura florestal em paisagens desmatadas (Muscarella & Fleming 2007, Kunz et al. 2011).

Neste contexto, alguns dos resultados mais importantes deste estudo são: 1) Dois grandes frugívoros mais comuns (*A. lituratus* e *A. planirostris*), que são responsáveis pelo serviço ecossistêmico de dispersão das espécies vegetais emergentes são mais abundantes em paisagens mais heterogêneas (em todas as escalas). Assim a regeneração de uma mata degradada com a ajuda dos morcegos frugívoros mais abundantes só será possível se a matriz no entorno for extremamente diversa para manter estes dois morcegos na região. 2) O outro grande frugívoro que atua na mesma função ambiental, *A. obscurus* está associado a cobertura florestal desde a primeira escala, isso indica que apesar de ter ampla capacidade de voo a grandes distâncias, como seus congêneres, ele apresenta maior sensibilidade a alterações antrópicas, podendo ser considerado um bom bioindicador. 3) *Glossophaga soricina*, um nectarívoro que realiza outro serviço ecossistêmico-chave, prefere paisagens mais heterogêneas, com menor quantidade de matriz (pasto) e reduzido isolamento das manchas de floresta; assim, para recuperação de áreas degradadas com atuação de polinizadores como este, é necessário mesclar áreas de pasto com ilhas de mata (*stepping stones*) e cercas vivas que formem corredores para esta espécie ou usar o sistema agroflorestal ao invés da monocultura e pastagens extensas (matriz pouco permeável). 4) Mesmo frugívoros de sub-bosque generalistas que são associados com frequência a ambientes alterados com pouca cobertura florestal, como *Carollia brevicauda* e *C. perspicillata* necessitam de baixos índices de isolamento e grandes fragmentos. 5) *Lophostoma silvicola*, que participa do controle de populações de artrópodes, apresentou maior abundância relacionada a matriz e vegetação arbustiva em grandes escalas.

Concluindo, alguns morcegos são sensíveis ao desmatamento e outros não, mas suas repostas a alteração do habitat variam entre as espécies e com a escala espacial. As

associações encontradas neste estudo podem ser muito úteis aos tomadores de decisão (ONGs, Governos locais) e proprietários de fazendas para manejar a paisagem, monitorando a persistência destes animais que realizam importantes serviços ecossistêmicos.

Assim, como sugestões práticas para garantir a conservação dos morcegos e persistência destes animais em uma dada região: 1) Para que os dispersores de espécies vegetais emergentes possam auxiliar na regeneração de uma mata degradada será necessária uma paisagem extremamente diversa, ao contrário do padrão observado no Brasil, que são grandes extensões de pasto e monoculturas. 2) Para que os dispersores de espécies vegetais pioneiras possam agir na recuperação de áreas alteradas, eles necessitam de baixos índices de isolamento entre os fragmentos, o que se resolve mantendo corredores ripários, e criando corredores de cercas-vivas entre monoculturas e pastos. 3) Para recuperação de áreas degradadas com atuação de polinizadores, é necessário mesclar áreas de pasto com ilhas de mata (*stepping stones*) e cercas vivas que formem corredores para esta espécie ou usar o sistema de agroflorestal ao invés da monocultura e pastagens extensas (matriz pouco permeável).

## 2.5. Referências

- AGUIRRE, L., HERREL, A., VAN DAMME, R. & MATTHYSEN, E. 2003. The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology*. 17 (2): 201-212.
- ANDERSON, D.R. & BURNHAM, K.P. 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *The Journal of Wildlife Management*. 66 (3): 912-918.
- AVILA-CABADILLA, L.D., SANCHEZ-AZOFEIFA, G.A., STONER, K.E., ALVAREZ-AÑORVE, M.Y., QUESADA, M. & PORTILLO-QUINTERO, C.A. 2012. Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS One*. 7 (4): e35228.
- ÁVILA-GÓMEZ, E.S., MORENO, C.E., GARCÍA-MORALES, R., ZURIA, I., SÁNCHEZ-ROJAS, G. & BRIONES-SALAS, M. 2015. Deforestation thresholds for phyllostomid bat populations in tropical landscapes in the Huasteca region, Mexico. *Tropical Conservation Science*. 8 (3): 646-661.
- BENNETT, A.F., RADFORD, J.Q. & HASLEM, A. 2006. Properties of land mosaics: implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological conservation*. 133 (2): 250-264.
- BERGER, W.H. & PARKER, F.L. 1970. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments. *Science*. 168 (3937): 1345-1347.
- BERNARD, E., DA CUNHA TAVARES, V. & SAMPAIO, E. 2011. Compilação atualizada das espécies de morcegos (Chiroptera) para a Amazônia Brasileira/Updated compilation of bat species (Chiroptera) for the Brazilian Amazonia. *Biota Neotropica*. 11 (1): 1.
- BERNARD, E. & FENTON, M.B. 2002. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in forest fragments, primary forests, and savannas in central Amazonia, Brazil. *Canadian Journal of Zoology*. 80 (6): 1124-1140.
- BERNARD, E. & FENTON, M.B. 2003. Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in central Amazonia, Brazil. *Biotropica*. 35 (2): 262-277.
- BIANCONI, G.V., MIKICH, S.B. & PEDRO, W.A. 2004. Diversidade de morcegos (Mammalia, Chiroptera) em remanescentes florestais do município de Fênix, noroeste do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira De Zoologia*. 21 (4): 943-954.

- BONACCORSO, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community.
- BOTTA-DUKÁT, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of vegetation science*. 16 (5): 533-540.
- CAMARGO, J.A. 1992. Can dominance influence stability in competitive interactions? *Oikos*. 64 (3): 605-609.
- CISNEROS, L.M., BURGIO, K.R., DREISS, L.M., KLINGBEIL, B.T., PATTERSON, B.D., PRESLEY, S.J. & WILLIG, M.R. 2014. Multiple dimensions of bat biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Journal of Animal Ecology*. 83 (5): 1124-1136.
- CISNEROS, L.M., FAGAN, M.E. & WILLIG, M.R. 2015. Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions*. 21 (5): 523-533.
- CLARKE, F., PIO, D. & RACEY, P. 2005. A comparison of logging systems and bat diversity in the Neotropics. *Conservation Biology*. 19 (4): 1194-1204.
- CLEMENTS, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington.
- COOPER, J.K., LI, J. & MONTAGNES, D.J. 2012. Intermediate fragmentation per se provides stable predator-prey metapopulation dynamics. *Ecology Letters*. 15 (8): 856-863.
- COSSON, J.-F., PONS, J.-M. & MASSON, D. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. 15 (04): 515-534.
- CRAWLEY, M.J. 2007a. *The R Book*. Wiley Publishing, Oxford.
- CRAWLEY, M.J. 2007b. *The R book*. Chichester. UK: Wiley.
- DALLAS, T. 2013. *metacom: Analysis of the "elements of metacommunity structure"*. R package version 1.2.
- DECHMANN, D.K., KALKO, E., KÖNIG, B. & KERTH, G. 2005. Mating system of a Neotropical roost-making bat: the white-throated, round-eared bat, *Lophostoma silvicolum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 58 (3): 316-325.
- DÍAZ, M., AGUIRRE, L. & BARQUEZ, R. 2011. Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica. Key to the bats of south cone of South

- America (Argentina-Bolivia-Chile-Paraguay-Uruguay). Centro de Estudios de Biología Teórica y Aplicada, Cochabamba, Bolivia. 104.
- DIDHAM, R.K., KAPOS, V. & EWERS, R.M. 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*. 121 (2): 161-170.
- ELLIS, E.C., KLEIN GOLDEWIJK, K., SIEBERT, S., LIGHTMAN, D. & RAMANKUTTY, N. 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*. 19 (5): 589-606.
- ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological conservation*. 103 (2): 237-245.
- FAHR, J. & KALKO, E.K. 2011. Biome transitions as centres of diversity: habitat heterogeneity and diversity patterns of West African bat assemblages across spatial scales. *Ecography*. 34 (2): 177-195.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. 34: 487-515.
- FAITH, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological conservation*. 61 (1): 1-10.
- FENTON, M., ACHARYA, L., AUDET, D., HICKEY, M., MERRIMAN, C., OBRIST, M., SYME, D. & ADKINS, B. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*. 24 (3): 440-446.
- FLEMING, T.H. 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. University of Chicago Press, Chicago.
- GARDNER, A.L. 2007. Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. University of Chicago Press, Chicago.
- GIANNINI, N.P. & KALKO, E.K. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*. 105 (2): 209-220.
- GIBSON, L., LEE, T.M., KOH, L.P., BROOK, B.W., GARDNER, T.A., BARLOW, J., PERES, C.A., BRADSHAW, C.J., LAURANCE, W.F. & LOVEJOY, T.E. 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*. 478 (7369): 378-381.
- GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 53 (1): 7-26.

- GORRESEN, P.M. & WILLIG, M.R. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*. 85 (4): 688-697.
- GORRESEN, P.M., WILLIG, M.R. & STRAUSS, R.E. 2005. Multivariate analysis of scale-dependent associations between bats and landscape structure. *Ecological Applications*. 15 (6): 2126-2136.
- GOTELLI, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*. 81 (9): 2606-2621.
- HAILA, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*. 12 (2): 321-334.
- HANSEN, M.C., POTAPOV, P.V., MOORE, R., HANCHER, M., TURUBANOVA, S., TYUKAVINA, A., THAU, D., STEHMAN, S., GOETZ, S. & LOVELAND, T. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*. 342 (6160): 850-853.
- HARVEY, C.A., MEDINA, A., SÁNCHEZ, D.M., VÍLCHEZ, S., HERNÁNDEZ, B., SAENZ, J.C., MAES, J.M., CASANOVES, F. & SINCLAIR, F.L. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications*. 16 (5): 1986-1999.
- HARVEY, C.A. & VILLALOBOS, J.A.G. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation*. 16 (8): 2257-2292.
- HAUGAASEN, T. & PERES, C.A. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*. 21 (02): 133-145.
- HOLYOAK, M., LEIBOLD, M.A. & HOLT, R.D. 2005. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*. 93 (870): 145-159.
- INPE, P.P. 2011. Monitoramento da cobertura florestal da Amazônia por satélites. Sistemas PRODES, DETER, DEGRAD e QUEIMADAS.
- JONES, G., JACOBS, D.S., KUNZ, T.H., WILLIG, M.R. & RACEY, P.A. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*. 8 (1-2): 93-115.
- JONES, K.E., BININDA-EMONDS, O.R. & GITTLEMAN, J.L. 2005. Bats, clocks, and rocks: diversification patterns in Chiroptera. *Evolution*. 59 (10): 2243-2255.

- JOST, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*. 113 (2): 363-375.
- KAREIVA, P. 1990. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 330: 175-190.
- KLINGBEIL, B.T. & WILLIG, M.R. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology*. 46 (1): 203-213.
- KLINGBEIL, B.T. & WILLIG, M.R. 2010. Seasonal differences in population-, ensemble- and community-level responses of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos*. 119 (10): 1654-1664.
- KREBS, C.J. 1972. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row Publishers, New York, p.678.
- KUNZ, T.H., BRAUN DE TORREZ, E., BAUER, D., LOBOVA, T. & FLEMING, T.H. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1223 (1): 1-38.
- KUNZ, T.H. & FENTON, M.B. 2005. *Bat ecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- LAURANCE, W. & BIERREGAARD, R.O.J. 1997. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- LAURANCE, W.F., PÉREZ-SALICRUP, D., DELAMÓNICA, P., FEARNSIDE, P.M., D'ANGELO, S., JEROZOLINSKI, A., POHL, L. & LOVEJOY, T.E. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology*. 82 (1): 105-116.
- LEGENDRE, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*. 74 (6): 1659-1673.
- LEIBOLD, M. & MILLER, T. 2004. From metapopulations to metacommunities. In *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations* (I. Hanski & O.E. Gaggiotti eds). Elsevier/Academic Press, Amsterdam, p.133-150.
- LEIBOLD, M.A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J.M., HOOPEES, M.F., HOLT, R.D., SHURIN, J.B., LAW, R. & TILMAN, D. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. 7 (7): 601-613.
- LEIBOLD, M.A. & MIKKELSON, G.M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*. 97 (2): 237-250.

- LEWINSOHN, T.M., INÁCIO PRADO, P., JORDANO, P., BASCOMPTE, J. & MOLESEN, J. 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos*. 113 (1): 174-184.
- LIM, B.K. & ENGSTROM, M.D. 2001. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in Iwokrama Forest, Guyana, and the Guianan subregion: implications for conservation. *Biodiversity & Conservation*. 10 (4): 613-657.
- LIM, B.K. & ENGSTROM, M.D. 2005. Mammals of Iwokrama forest. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 154: 71-108.
- LINDENMAYER, D., CUNNINGHAM, S. & YOUNG, A. 2012. Land use intensification: Effects on agriculture, biodiversity and ecological processes. CSIRO PUBLISHING.
- LINDENMAYER, D.B. & FISCHER, J. 2007. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology & Evolution*. 22 (3): 127-132.
- LÓPEZ-GONZÁLEZ, C., PRESLEY, S.J., LOZANO, A., STEVENS, R.D. & HIGGINS, C.L. 2012. Metacommunity analysis of Mexican bats: environmentally mediated structure in an area of high geographic and environmental complexity. *Journal of Biogeography*. 39 (1): 177-192.
- LOUZADA, J., GARDNER, T., PERES, C. & BARLOW, J. 2010. A multi-taxa assessment of nestedness patterns across a multiple-use Amazonian forest landscape. *Biological conservation*. 143 (5): 1102-1109.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*. 17 (4): 373-387.
- MARINHO-FILHO, J. & SAZIMA, I. 1998. Brazilian bats and conservation biology: a first survey. *Bat biology and conservation*. 282-294.
- MARINHO-FILHO, J.S. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 7 (1): 59-67.
- MCGARIGAL, K. & MARKS, B. J. 1995. "FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure."
- MCGARIGAL, K. & MCCOMB, W.C. 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon Coast Range. *Ecological Monographs*. 65 (3): 235-260.
- MEDELLÍN, R.A., EQUIHUA, M. & AMIN, M.A. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*. 14 (6): 1666-1675.

- MEYER, C.F. & KALKO, E.K. 2008a. Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*. 35 (9): 1711-1726.
- MEYER, C.F. & KALKO, E.K. 2008b. Bat assemblages on Neotropical land-bridge islands: nested subsets and null model analyses of species co-occurrence patterns. *Diversity and Distributions*. 14 (4): 644-654.
- MICHALSKI, F., PERES, C.A. & LAKE, I.R. 2008. Deforestation dynamics in a fragmented region of southern Amazonia: evaluation and future scenarios. *Environmental Conservation*. 35 (02): 93-103.
- MORAN, P.A. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*. 37 (1/2): 17-23.
- MUSCARELLA, R. & FLEMING, T.H. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*. 82 (4): 573-590.
- NORBERG, U.M. & RAYNER, J.M.V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 316 (1179): 335-427.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F.G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P.R., O'HARA, R.B., SIMPSON, G.L., SOLYMOS, P., STEVENS, M.H.H. & WAGNER, H. 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-6
- PARDINI, R., DE ARRUDA BUENO, A., GARDNER, T.A., PRADO, P.I. & METZGER, J.P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One*. 5 (10): e13666.
- PATTERSON, B.D. & ATMAR, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*. 28 (1-2): 65-82.
- PATTERSON, B.D. & BROWN, J.H. 1991. Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *Journal of Biogeography*. 18: 395-402.
- PIELOU, E.C. 1975. *Ecology diversity*. J. Wiley and Sons, New York.
- PRESLEY, S.J., HIGGINS, C.L., LÓPEZ-GONZÁLEZ, C. & STEVENS, R.D. 2009. Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: multiple gradients require analysis of multiple ordination axes. *Oecologia*. 160 (4): 781-793.

- PRESLEY, S.J., HIGGINS, C.L. & WILLIG, M.R. 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*. 119 (6): 908-917.
- PRESLEY, S.J. & WILLIG, M.R. 2010. Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. *Global Ecology and Biogeography*. 19 (2): 185-199.
- R Development Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <<http://www.r-project.org>>. Rahbek 2005
- REX, K., KELM, D.H., WIESNER, K., KUNZ, T.H. & VOIGT, C.C. 2008. Species richness and structure of three Neotropical bat assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society*. 94 (3): 617-629.
- ROBERTSON, O.J. & RADFORD, J.Q. 2009. Gap-crossing decisions of forest birds in a fragmented landscape. *Austral Ecology*. 34 (4): 435-446.
- SÁ-NETO, R.J. 2012. Partição de Diversidade de Morcegos em Múltiplas Escalas de Paisagem. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília.
- SCHULZE, M.D., SEAVY, N.E. & WHITACRE, D.F. 2000. A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Neotropical Forest and in Forest Fragments of a Slash-and-Burn Farming Mosaic in Petén, Guatemala1. *Biotropica*. 32 (1): 174-184.
- SIMMONS, N.B. & VOSS, R.S. 1998. Mammals of Paracou, French Guiana, a neotropical lowland rainforest fauna: Bats. *American Museum of Natural History*. 237: 1-219.
- STEVENS, R.D., COX, S.B., STRAUSS, R.E. & WILLIG, M.R. 2003. Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*. 6 (12): 1099-1108.
- STEVENS, R.D. & GAVILANEZ, M.M. 2015. Dimensionality of community structure: phylogenetic, morphological and functional perspectives along biodiversity and environmental gradients. *Ecography*. 38 (9): 861-875.
- STEVENS, R.D. & TELLO, J.S. 2014. On the measurement of dimensionality of biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*. 23 (10): 1115-1125.
- STONER, K.E. 2005. Phyllostomid Bat Community Structure and Abundance in Two Contrasting Tropical Dry Forests1. *Biotropica*. 37 (4): 591-599.
- STRAUBE, F.C. & BIANCONI, G.V. 2002. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical*. 8 (1-2): 150-152.

- STRUEBIG, M.J., KINGSTON, T., ZUBAID, A., MOHD-ADNAN, A. & ROSSITER, S.J. 2008. Conservation value of forest fragments to Palaeotropical bats. *Biological Conservation*. 141 (8): 2112-2126.
- TSCHARNTKE, T., TYLIANAKIS, J.M., RAND, T.A., DIDHAM, R.K., FAHRIG, L., BATARY, P., BENGTSSON, J., CLOUGH, Y., CRIST, T.O. & DORMANN, C.F. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*. 87 (3): 661-685.
- ULRICH, W., ALMEIDA-NETO, M. & GOTELLI, N.J. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*. 118 (1): 3-17.
- VILLARD, M.-A. & HACHÉ, S. 2012. Conifer plantations consistently act as barriers to movement in a deciduous forest songbird: a translocation experiment. *Biological conservation*. 155: 33-37.
- VILLARD, M.A. & METZGER, J.P. 2014. Review: Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*. 51 (2): 309-318.
- VILLARD, M.A., TRZCINSKI, M.K. & MERRIAM, G. 1999. Fragmentation effects on forest birds: relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conservation Biology*. 13 (4): 774-783.
- VOSS, R.S. & EMMONS, L.H. 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *American Museum of Natural History*. 230: 1-250.
- WILLIG, M.R., PRESLEY, S.J., BLOCH, C.P., HICE, C.L., YANOVIK, S.P., DÍAZ, M.M., CHAUCA, L.A., PACHECO, V. & WEAVER, S.C. 2007. Phyllostomid bats of lowland Amazonia: effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica*. 39 (6): 737-746.
- WILLIG, M.R., PRESLEY, S.J., OWEN, R.D. & LÓPEZ-GONZÁLEZ, C. 2000. Composition and structure of bat assemblages in Paraguay: a subtropical-temperate interface. *Journal of Mammalogy*. 81 (2): 386-401.
- WRIGHT, D.H., PATTERSON, B.D., MIKKELSON, G.M., CUTLER, A. & ATMAR, W. 1997. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*. 113 (1): 1-20.

## 2.6. Material Suplementar

S 1. Modelos selecionados na escala de 1 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia.

Espécie	mod	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL	Sinal dos Coeficientes
<b>Frugívoros de Sub-bosque</b>								
<i>Carollia perspicillata</i>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>214.9</b>	<b>0</b>	<b>0.99</b>	<b>0.99</b>	<b>-98.98</b>	MPSf (-), NumPf (-)
	2	4	226.5	11.6	0	0.99	-108.2	
	16	3	250.71	35.82	0	1	-121.76	
<i>Carollia brevicauda</i>	<b>13</b>	<b>6</b>	<b>149.91</b>	<b>0</b>	<b>0.84</b>	<b>0.84</b>	<b>-66.48</b>	Caf(-), Cam (-), Cau(-)
	12	7	153.66	3.75	0.13	0.97	-66.33	
	16	3	176.36	26.45	0	1	-84.58	
<i>Rhinophylla pumilio</i>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>129.5</b>	<b>0</b>	<b>0.47</b>	<b>0.47</b>	<b>-59.69</b>	NA
	16	3	130.9	1.4	0.24	0.71	-61.85	NA
<i>Rhinophylla fischeriae</i>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>72.29</b>	<b>0</b>	<b>0.47</b>	<b>0.47</b>	<b>-31.09</b>	Psize(-)
	11	6	73.91	1.62	0.21	0.68	-28.48	MPlid(-), MPlu(-), MPlm(+)
	14	4	74.57	2.29	0.15	0.83	-32.23	
	16	3	76.76	4.48	0.05	0.88	-34.78	
<b>Frugívoros de Dossel</b>								
<i>Artibeus planirostris</i>	<b>11</b>	<b>6</b>	<b>173.13</b>	<b>0</b>	<b>0.64</b>	<b>0.64</b>	<b>-78.09</b>	Mpid (-), MPlu (-), MPlm (-)
	9	8	175.48	2.35	0.2	0.83	-74.94	
	16	3	187.37	14.24	0	1	-90.09	
<i>Artibeus obscurus</i>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>108.49</b>	<b>0</b>	<b>0.66</b>	<b>0.66</b>	<b>-47.58</b>	MPSf(-), NumPf(-)
	5	6	110.38	1.89	0.26	0.92	-46.72	Caf(+), MPSf(-), NumPf(-)
	2	4	114.71	6.22	0.03	0.95	-52.3	
	16	3	115.59	7.1	0.02	0.97	-54.2	
<i>Artibeus lituratus</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>118.61</b>	<b>0</b>	<b>0.37</b>	<b>0.37</b>	<b>-55.7</b>	NA
	2	4	119.29	0.68	0.26	0.64	-54.59	NA
<i>Dermanura cinerea</i>	<b>13</b>	<b>6</b>	<b>85.24</b>	<b>0</b>	<b>0.24</b>	<b>0.24</b>	<b>-34.15</b>	Caf (-), Cam(+), Cau(-)
	2	4	85.27	0.03	0.23	0.47	-37.58	Caf (-)
	12	7	85.59	0.35	0.2	0.67	-32.3	Caf (-), Cam(+), Cau(-), SDI(+)
	10	5	85.91	0.67	0.17	0.84	-36.29	
	16	3	88.24	3	0.05	0.89	-40.52	
<i>Platyrrhinus incarum</i>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>77.91</b>	<b>0</b>	<b>0.7</b>	<b>0.7</b>	<b>-33.9</b>	Caf (-)
	5	6	80.95	3.04	0.15	0.86	-32.01	
	16	3	83.63	5.72	0.04	0.9	-38.21	
<i>Uroderma bilobatum</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>73.99</b>	<b>0</b>	<b>0.43</b>	<b>0.43</b>	<b>-33.4</b>	
	2	4	75.55	1.56	0.2	0.63	-32.72	
<b>Nectarívoros</b>								
<i>Lonchophylla thomasi</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>90.22</b>	<b>0</b>	<b>0.26</b>	<b>0.26</b>	<b>-41.51</b>	NA
	1	4	90.34	0.12	0.25	0.51	-40.12	NA
<i>Glossophaga soricina</i>	<b>14</b>	<b>4</b>	<b>84.49</b>	<b>0</b>	<b>0.89</b>	<b>0.89</b>	<b>-37.19</b>	SDI (+)
	11	6	90.62	6.13	0.04	0.93	-36.84	
	16	3	93.85	9.36	0.01	0.97	-43.33	
<b>Onívoros</b>								
<i>Phyllotomus elongatus</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>93.87</b>	<b>0</b>	<b>0.46</b>	<b>0.46</b>	<b>-43.33</b>	NA
	2	4	96.15	2.29	0.15	0.61	-43.02	
<i>Lophostoma silvicola</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>93.91</b>	<b>0</b>	<b>0.47</b>	<b>0.47</b>	<b>-43.35</b>	NA
	14	4	95.55	1.64	0.21	0.68	-42.72	NA

m1)Y~Psize; m2)Y~Caf; m3)Y~Caf+MPSf+NumPf+MPlf+MSif+MNnf; m4)Y~MPSf+NumPf+MPlf+MSif+MNnf;  
m5)Y~Caf+MPSf+NumPf; m6)Y~MPSf+NumPf; m7)Y~Caf+MPlf+MSif+MNnf; m8)Y~MPlf+MSif+MNnf;  
m9)Y~Cam+Cau+MPlid+MPlu+MPlm; m10)Y~Cam+Cau; m11)Y~MPlid+MPlu+MPlm; m12)Y~Caf+Cam+Cau+SDI;  
m13)Y~Caf+Cam+Cau; m14)Y~SDI; m15)Y~Psize+Caf+MPSf+NumPf+MPlf; m16)Y~1

S 2. Modelos selecionados na escala de 2 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes. Apenas nesta escala de análise, os modelos que apresentam a variável Cau (9, 10, 12, 13 e 15), foram penalizados pela autocorrelação com a variável Cam. Portanto os modelos não apresentaram a variável Cau na escala de 2km.

Espécie	mod	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL	Sinal dos Coeficientes
<b>Frugívoros de Sub-bosque</b>								
<i>Carollia perspicillata</i>	<b>4</b>	<b>8</b>	<b>210.61</b>	<b>0</b>	<b>0.93</b>	<b>0.93</b>	<b>-92.5</b>	MPSf, MPIf (-); NumPf, MSif, MNNf (+)
	3	9	215.72	5.12	0.07	1	-92.43	
	16	3	250.71	40.11	0	1	-121.76	
<i>Carollia brevicauda</i>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>138.21</b>	<b>0</b>	<b>0.94</b>	<b>0.94</b>	<b>-58.61</b>	Caf(-), MPIf (-), MSif (+), MNNf (-)
	8	6	145.84	7.62	0.02	0.96	-64.45	
	16	3	176.36	38.15	0	1	-84.58	
<i>Rhinophylla pumilio</i>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>127.6</b>	<b>0</b>	<b>0.56</b>	<b>0.56</b>	<b>-57.14</b>	MPSf (+), NumPf (+)
	5	6	130.66	3.05	0.12	0.68	-56.86	
	16	3	130.9	3.29	0.11	0.78	-61.85	
<i>Rhinophylla fischeriae</i>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>72.92</b>	<b>0</b>	<b>0.58</b>	<b>0.58</b>	<b>-31.41</b>	Psize (+)
	6	5	75.09	2.16	0.2	0.77	-30.88	
	16	3	76.76	3.84	0.08	0.85	-34.78	
<b>Frugívoros de Dossel</b>								
<i>Artibeus planirostris</i>	<b>11</b>	<b>6</b>	<b>159.09</b>	<b>0</b>	<b>0.56</b>	<b>0.56</b>	<b>-71.07</b>	MPId (+), MPLu (-), MPLm (+)
	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>159.61</b>	<b>0.52</b>	<b>0.44</b>	<b>1</b>	<b>-69.3</b>	Cam (+)
	12	6	177.43	18.34	0	1	-80.24	
	16	3	187.37	28.28	0	1	-90.09	
<i>Artibeus obscurus</i>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>112.12</b>	<b>0</b>	<b>0.38</b>	<b>0.38</b>	<b>-51.01</b>	Caf (-)
	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>112.96</b>	<b>0.84</b>	<b>0.25</b>	<b>0.64</b>	<b>-45.98</b>	Cam (+), MPId(+), MPLu (-), MPLm (+)
	16	3	115.59	3.47	0.07	0.85	-54.2	
<i>Artibeus lituratus</i>	<b>12</b>	<b>6</b>	<b>104.17</b>	<b>0</b>	<b>0.58</b>	<b>0.58</b>	<b>-43.61</b>	Caf(-), Cam(+), SDI (+)
	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>105.17</b>	<b>1</b>	<b>0.35</b>	<b>0.94</b>	<b>-42.09</b>	MPId (+), MPLm(-), MPLu(+)
	14	4	109.4	5.23	0.04	0.98	-49.65	
	16	3	118.61	14.44	0	1	-55.7	
<i>Dermanura cinerea</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>88.24</b>	<b>0</b>	<b>0.39</b>	<b>0.39</b>	<b>-40.52</b>	NA
	2	4	90.25	2.01	0.14	0.54	-40.07	
<i>Plathyrrhinus incarum</i>	<b>13</b>	<b>5</b>	<b>77.89</b>	<b>0</b>	<b>0.44</b>	<b>0.44</b>	<b>-32.28</b>	Caf(+), Cam(+)
	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>78.51</b>	<b>0.63</b>	<b>0.32</b>	<b>0.76</b>	<b>-34.2</b>	Caf(+)
	12	6	81.39	3.51	0.08	0.84	-32.22	
	16	3	83.63	5.74	0.02	0.93	-38.21	
<i>Uroderma bilobatum</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>73.99</b>	<b>0</b>	<b>0.39</b>	<b>0.39</b>	<b>-33.4</b>	NA
	2	4	76.02	2.03	0.14	0.54	-32.96	
<b>Nectarívoros</b>								
<i>Lonchophylla thomasi</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>88.24</b>	<b>0</b>	<b>0.39</b>	<b>0.39</b>	<b>-40.52</b>	NA
	2	4	90.25	2.01	0.14	0.54	-40.07	
<i>Glossophaga soricina</i>	<b>10</b>	<b>4</b>	<b>90.16</b>	<b>0</b>	<b>0.49</b>	<b>0.49</b>	<b>-40.03</b>	Cam(-)
	13	5	92.16	2.01	0.18	0.67	-39.41	
	2	4	93.81	3.65	0.08	0.75	-41.85	
	16	3	93.85	3.7	0.08	0.83	-43.33	
<b>Onívoros</b>								
<i>Phyllostomus elongatus</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>93.87</b>	<b>0</b>	<b>0.41</b>	<b>0.41</b>	<b>-43.33</b>	NA
	10	4	95.98	2.12	0.14	0.56	-42.94	
<i>Lophostoma silvicola</i>	<b>10</b>	<b>4</b>	<b>93.48</b>	<b>0</b>	<b>0.22</b>	<b>0.22</b>	<b>-41.69</b>	NA
	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>93.91</b>	<b>0.43</b>	<b>0.18</b>	<b>0.41</b>	<b>-43.35</b>	NA

m1)Y~Psize; m2)Y~Caf; m3)Y~Caf+MPSf+NumPf+MPIf +MSif+MNNf; m4)Y~MPSf+NumPf+MPIf +MSif+MNNf; m5)Y~Caf+MPSf +NumPf; m6)Y~MPSf+NumPf; m7)Y~Caf+ MPIf +MSif+MNNf; m8)Y~MPIf +MSif+MNNf; m9)Y~Cam+Cau+MPId+MPLu+MPLm; m10)Y~Cam+Cau; m11)Y~MPId+MPLu+MPLm; m12)Y~Caf+Cam+Cau+SDI; m13)Y~Caf+Cam+Cau; m14)Y~SDI; m15)Y~Psize+Caf+ MPSf+NumPf+MPIf ; m16) Y~1

S 3. Modelos selecionados na escala de 3 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia.

Espécie	mod	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL	Sinal dos Coeficientes
<b>Frugívoros de Sub-bosque</b>								
<i>Carollia perspicillata</i>	<b>9</b>	<b>8</b>	<b>227.62</b>	<b>0</b>	<b>0.99</b>	<b>0.99</b>	<b>-101.01</b>	Cam(-), Cau(-), MPId(-), MPIn(+), MPIIm(-)
	1	4	238.15	10.53	0.01	1	-114.02	
	16	3	250.71	23.09	0	1	-121.76	
<i>Carollia brevicauda</i>	<b>3</b>	<b>9</b>	<b>135.32</b>	<b>0</b>	<b>0.49</b>	<b>0.49</b>	<b>-52.23</b>	Caf(-),MPSf(-),NumPf(-),MPIf(-), Caf(-) MPIf (-),MSIf(+),MNNf(-)
	7	7	135.55	0.22	0.44	0.93	-57.27	
	5	6	140.18	4.86	0.04	0.97	-61.62	
	16	3	176.36	41.04	0	1	-84.58	
<i>Rhinophylla pumilio</i>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>129.85</b>	<b>0</b>	<b>0.37</b>	<b>0.37</b>	<b>-58.26</b>	NA
	16	3	130.9	1.04	0.22	0.58	-61.85	NA
<i>Rhinophylla fischeriae</i>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>72.42</b>	<b>0</b>	<b>0.74</b>	<b>0.74</b>	<b>-31.16</b>	Psize (+)
	16	3	76.76	4.34	0.08	0.82	-34.78	
<b>Frugívoros de Dossel</b>								
<i>Artibeus planirostris</i>	<b>11</b>	<b>6</b>	<b>147.78</b>	<b>0</b>	<b>0.98</b>	<b>0.98</b>	<b>-65.42</b>	MPId(-),MPIu (+), MPIIm (-)
	9	8	155.22	7.44	0.02	1	-64.81	
	16	3	187.37	39.59	0	1	-90.09	
<i>Artibeus obscurus</i>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>114.25</b>	<b>0</b>	<b>0.35</b>	<b>0.35</b>	<b>-52.07</b>	NA
	16	3	115.59	1.35	0.18	0.53	-54.2	NA
<i>Artibeus lituratus</i>	<b>12</b>	<b>7</b>	<b>108.53</b>	<b>0</b>	<b>0.76</b>	<b>0.76</b>	<b>-43.76</b>	Caf(-), Cam(+), Cau)(+), SDI (+)
	11	6	112.68	4.15	0.09	0.85	-47.87	
	16	3	118.61	10.08	0	1	-55.7	
<i>Dermanura cinerea</i>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>86.99</b>	<b>0</b>	<b>0.32</b>	<b>0.32</b>	<b>-36.83</b>	NA
	13	6	87.45	0.46	0.26	0.58	-35.26	NA
	16	3	88.24	1.25	0.17	0.75	-40.52	NA
<i>Platyrrhinus incarum</i>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>79.63</b>	<b>0</b>	<b>0.53</b>	<b>0.53</b>	<b>-34.76</b>	Caf(+)
	13	6	82.45	2.82	0.13	0.66	-32.75	
	16	3	83.63	4	0.07	0.89	-38.21	
<i>Uroderma bilobatum</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>73.99</b>	<b>0</b>	<b>0.35</b>	<b>0.35</b>	<b>-33.4</b>	NA
	10	5	75.31	1.32	0.18	0.53	-30.99	NA
<b>Onívoros</b>								
<i>Phyllostomus elongatus</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>93.87</b>	<b>0</b>	<b>0.39</b>	<b>0.39</b>	<b>-43.33</b>	NA
	10	5	95.55	1.69	0.17	0.55	-41.11	NA
<i>Lophostoma silvicola</i>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>93.88</b>	<b>0</b>	<b>0.25</b>	<b>0.25</b>	<b>-40.27</b>	NA
	16	3	93.91	0.03	0.25	0.5	-43.35	NA
<b>Nectarívoros</b>								
<i>Lonchophylla thomasi</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>90.22</b>	<b>0</b>	<b>0.25</b>	<b>0.25</b>	<b>-41.51</b>	NA
	1	4	90.35	0.13	0.24	0.49	-40.12	NA
<i>Glossophaga soricina</i>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>86.71</b>	<b>0</b>	<b>0.53</b>	<b>0.53</b>	<b>-34.88</b>	MPIf(+), MSIf(+), MNNf (-)
	7	7	87.71	1.01	0.32	0.85	-33.36	Caf(+), MPIf(+), MSIf(+), MNNf (-)
	4	8	91.9	5.19	0.04	0.89	-33.15	
	16	3	93.85	7.14	0.01	0.98	-43.33	
m1)Y~Psize; m2)Y~Caf; m3)Y~Caf+MPSf+NumPf+MPIf +MSIf+MNNf; m4)Y~MPSf+NumPf+MPIf +MSIf+MNNf; m5)Y~Caf+MPSf+NumPf; m6)Y~MPSf+NumPf; m7)Y~Caf+ MPIf +MSIf+MNNf; m8)Y~MPIf +MSIf+MNNf; m9)Y~Cam+Cau+MPId+MPIu+MPIIm; m10)Y~Cam+Cau; m11)Y~MPId+MPIu+MPIIm; m12)Y~Caf+Cam+Cau+SDI; m13)Y~Caf+Cam+Cau; m14)Y~SDI; m15)Y~Psize+Caf+ MPSf+NumPf+MPIf ; m16) Y~1								

S 4. Modelos selecionados na escala de 4 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia.

Espécie	mod	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL	Sinal dos Coeficientes
<b>Frugívoros de Sub-bosque</b>								
<i>Carollia perspicillata</i>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>238.18</b>	<b>0</b>	<b>0.98</b>	<b>0.98</b>	<b>-114.04</b>	Psize (+)
	11	6	247.34	9.17	0.01	0.99	-115.2	
	16	3	250.71	12.54	0	1	-121.76	
<i>Carollia brevicauda</i>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>130.53</b>	<b>0</b>	<b>0.51</b>	<b>0.51</b>	<b>-54.76</b>	Caf(-), MPIf(-),MSIf(+), MNNf(-)
	<b>13</b>	<b>6</b>	<b>131.63</b>	<b>1.1</b>	<b>0.29</b>	<b>0.8</b>	<b>-57.34</b>	Caf(-),Cam(-),Cau(+)
	11	6	133.97	3.44	0.09	0.89	-58.51	
	16	3	176.36	45.83	0	1	-84.58	
<i>Rhinophylla pumilio</i>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>130.17</b>	<b>0</b>	<b>0.31</b>	<b>0.31</b>	<b>-58.42</b>	NA
	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>130.9</b>	<b>0.73</b>	<b>0.22</b>	<b>0.53</b>	<b>-61.85</b>	NA
<i>Rhinophylla fischeriae</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	
<b>Frugívoros de Dossel</b>								
<i>Artibeus planirostris</i>	<b>12</b>	<b>7</b>	<b>147.65</b>	<b>0</b>	<b>0.98</b>	<b>0.98</b>	<b>-63.32</b>	Caf(-), Cam(+), Cau(+), SDI(+)
	10	5	156.43	8.78	0.01	1	-71.55	
	16	3	187.37	39.72	0	1	-90.09	
<i>Artibeus obscurus</i>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>113.65</b>	<b>0</b>	<b>0.3</b>	<b>0.3</b>	<b>-48.35</b>	NA
	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>114.46</b>	<b>0.81</b>	<b>0.2</b>	<b>0.5</b>	<b>-46.73</b>	NA
	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>115.27</b>	<b>1.62</b>	<b>0.13</b>	<b>0.63</b>	<b>-50.97</b>	NA
	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>115.59</b>	<b>1.94</b>	<b>0.11</b>	<b>0.74</b>	<b>-54.2</b>	NA
<i>Artibeus lituratus</i>	<b>12</b>	<b>7</b>	<b>115.56</b>	<b>0</b>	<b>0.21</b>	<b>0.21</b>	<b>-47.28</b>	Caf(-),Cam(+),Cau(-),SDI(+)
	<b>14</b>	<b>4</b>	<b>115.85</b>	<b>0.28</b>	<b>0.18</b>	<b>0.4</b>	<b>-52.87</b>	SDI(+)
	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>116.06</b>	<b>0.5</b>	<b>0.17</b>	<b>0.56</b>	<b>-49.56</b>	Caf(-),MPSf(-),NumPf(-)
	<b>11</b>	<b>6</b>	<b>117.16</b>	<b>1.6</b>	<b>0.1</b>	<b>0.66</b>	<b>-50.11</b>	MPId(-),MPIu(+),MPIm(-)
	7	7	117.89	2.33	0.07	0.72	-48.45	
	16	3	118.61	3.05	0.05	0.83	-55.7	
<i>Dermanura cinerea</i>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>88.03</b>	<b>0</b>	<b>0.28</b>	<b>0.28</b>	<b>-37.35</b>	NA
	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>88.24</b>	<b>0.21</b>	<b>0.25</b>	<b>0.54</b>	<b>-40.52</b>	NA
<i>Platyrrhinus incarum</i>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>81.11</b>	<b>0</b>	<b>0.6</b>	<b>0.6</b>	<b>-35.5</b>	Caf(+)
	16	3	83.63	2.52	0.17	0.77	-38.21	
<i>Uroderma bilobatum</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>73.99</b>	<b>0</b>	<b>0.2</b>	<b>0.2</b>	<b>-33.4</b>	NA
	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>74.6</b>	<b>0.6</b>	<b>0.15</b>	<b>0.35</b>	<b>-28.83</b>	NA
<b>Onívoros</b>								
<i>Phyllostomus elongatus</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>93.87</b>	<b>0</b>	<b>0.49</b>	<b>0.49</b>	<b>-43.33</b>	NA
	2	4	96.21	2.35	0.15	0.64	-43.05	
<i>Lophostoma silvicola</i>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>93.68</b>	<b>0</b>	<b>0.32</b>	<b>0.32</b>	<b>-40.17</b>	NA
	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>93.91</b>	<b>0.23</b>	<b>0.29</b>	<b>0.61</b>	<b>-43.35</b>	NA
<b>Nectarívoros</b>								
<i>Lonchophylla thomasi</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>90.22</b>	<b>0</b>	<b>0.23</b>	<b>0.23</b>	<b>-41.51</b>	NA
	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>90.36</b>	<b>0.14</b>	<b>0.21</b>	<b>0.44</b>	<b>-40.13</b>	NA
<i>Glossophaga soricina</i>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>92.29</b>	<b>0</b>	<b>0.41</b>	<b>0.41</b>	<b>-41.09</b>	NA
	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>93.85</b>	<b>1.56</b>	<b>0.19</b>	<b>0.6</b>	<b>-43.33</b>	NA

m1)Y~Psize; m2)Y~Caf; m3)Y~Caf+MPSf+NumPf+MPIf +MSIf+MNNf; m4)Y~MPSf+NumPf+MPIf +MSIf+MNNf; m5)Y~Caf+MPSf+NumPf; m6)Y~MPSf+NumPf; m7)Y~Caf+ MPIf +MSIf+MNNf; m8)Y~MPIf +MSIf+MNNf; m9)Y~Cam+Cau+MPId+MPIu+MPIm; m10)Y~Cam+Cau; m11)Y~MPId+MPIu+MPIm; m12)Y~Caf+Cam+Cau+SDI; m13)Y~Caf+Cam+Cau; m14)Y~SDI; m15)Y~Psize+Caf+MPSf+NumPf+MPIf; m16) Y~1

S 5. Modelos selecionados na escala de 5 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia.

Espécie	mod	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL	Sinal dos Coeficientes
<b>Frugívoros de Sub-bosque</b>								
<i>Carollia perspicillata</i>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>238.11</b>	<b>0</b>	<b>0.93</b>	<b>0.93</b>	<b>-114</b>	Psize (+)
	5	6	246.37	8.27	0.01	0.95	-114.72	
	16	3	250.71	12.61	0	1	-121.76	
<i>Carollia brevicauda</i>	<b>13</b>	<b>6</b>	<b>132.38</b>	<b>0</b>	<b>0.46</b>	<b>0.46</b>	<b>-57.72</b>	Caf(-), Cam(-), Cau (+)
	<b>11</b>	<b>6</b>	<b>133.7</b>	<b>1.31</b>	<b>0.24</b>	<b>0.69</b>	<b>-58.38</b>	MPIId(+), MPIU(+), MPIIm(+)
	12	7	134.8	2.42	0.14	0.83	-56.9	
	16	3	176.36	43.98	0	1	-84.58	
<i>Rhinophylla pumilio</i>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>130.69</b>	<b>0</b>	<b>0.26</b>	<b>0.26</b>	<b>-58.68</b>	NA
	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>130.9</b>	<b>0.2</b>	<b>0.23</b>	<b>0.49</b>	<b>-61.85</b>	NA
<i>Rhinophylla fischeriae</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<b>Frugívoros de Dossel</b>								
<i>Artibeus planirostris</i>	<b>12</b>	<b>7</b>	<b>150.71</b>	<b>0</b>	<b>0.99</b>	<b>0.99</b>	<b>-64.86</b>	Caf(+), Cam(+), Cau(+), SDI(+)
	9	8	161.29	10.58	0	0.99	-67.85	
	16	3	187.37	36.66	0	1	-90.09	
<i>Artibeus obscurus</i>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>114.19</b>	<b>0</b>	<b>0.37</b>	<b>0.37</b>	<b>-50.43</b>	NA
	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>115.59</b>	<b>1.41</b>	<b>0.18</b>	<b>0.56</b>	<b>-54.2</b>	NA
<i>Artibeus lituratus</i>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>114.36</b>	<b>0</b>	<b>0.29</b>	<b>0.29</b>	<b>-48.71</b>	MPIf(+),MSIf(+),MNNf (-)
	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>115.23</b>	<b>0.87</b>	<b>0.19</b>	<b>0.47</b>	<b>-47.11</b>	Caf(-),MPIf (+),MSIf(+),MNNf(-)
	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>116.28</b>	<b>1.92</b>	<b>0.11</b>	<b>0.58</b>	<b>-51.47</b>	Cam(+),Cau (+)
	<b>13</b>	<b>6</b>	<b>116.3</b>	<b>1.94</b>	<b>0.11</b>	<b>0.69</b>	<b>-49.68</b>	Caf(-),Cam(+),Cau (+)
	12	7	116.64	2.28	0.09	0.78	-47.82	
	16	3	118.61	4.25	0.03	0.9	-55.7	
<i>Dermanura cinerea</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>88.24</b>	<b>0</b>	<b>0.27</b>	<b>0.27</b>	<b>-40.52</b>	NA
	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>88.32</b>	<b>0.08</b>	<b>0.26</b>	<b>0.53</b>	<b>-37.49</b>	NA
<i>Platyrrhinus incarum</i>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>82.06</b>	<b>0</b>	<b>0.48</b>	<b>0.48</b>	<b>-35.98</b>	NA
	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>83.63</b>	<b>1.57</b>	<b>0.22</b>	<b>0.7</b>	<b>-38.21</b>	NA
<i>Uroderma bilobatum</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>73.99</b>	<b>0</b>	<b>0.33</b>	<b>0.33</b>	<b>-33.4</b>	NA
	<b>14</b>	<b>4</b>	<b>75.42</b>	<b>1.42</b>	<b>0.16</b>	<b>0.49</b>	<b>-32.66</b>	NA
<b>Onívoros</b>								
<i>Phyllostomus elongatus</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>93.87</b>	<b>0</b>	<b>0.5</b>	<b>0.5</b>	<b>-43.33</b>	NA
	2	4	96.2	2.33	0.15	0.65	-43.05	
<i>Lophostoma silvicola</i>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>90.03</b>	<b>0</b>	<b>0.6</b>	<b>0.6</b>	<b>-38.35</b>	Cam(+),Cau (+)
	13	6	93.64	3.61	0.1	0.7	-38.35	
	16	3	93.91	3.87	0.09	0.79	-43.35	
<b>Nectarívoros</b>								
<i>Lonchophylla thomasi</i>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>90.22</b>	<b>0</b>	<b>0.27</b>	<b>0.27</b>	<b>-41.51</b>	NA
	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>90.35</b>	<b>0.13</b>	<b>0.26</b>	<b>0.53</b>	<b>-40.12</b>	NA
<i>Glossophaga soricina</i>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>92.46</b>	<b>0</b>	<b>0.39</b>	<b>0.39</b>	<b>-41.18</b>	NA
	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>93.85</b>	<b>1.39</b>	<b>0.2</b>	<b>0.59</b>	<b>-43.33</b>	NA

m1)Y~Psize; m2)Y~Caf; m3)Y~Caf+MPSf+NumPf+MPIf +MSIf+MNNf; m4)Y~MPSf+NumPf+MPIf +MSIf+MNNf; m5)Y~Caf+MPSf +NumPf; m6)Y~MPSf+NumPf; m7)Y~Caf+ MPIf +MSIf+MNNf; m8)Y~MPIf +MSIf+MNNf; m9)Y~Cam+Cau+MPId+MPIu+MPIIm; m10)Y~Cam+Cau; m11)Y~MPId+MPIu+MPIIm; m12)Y~Caf+Cam+Cau+SDI; m13)Y~Caf+Cam+Cau; m14)Y~SDI; m15)Y~Psize+ Caf+MPSf+NumPf+MPIf ; m16) Y~1

S 6. Métricas de paisagem em cinco escalas para 24 sítios de uma área fragmentada no sul da Amazônia, já escalonadas por escore de Z e sob tratamento de resíduos que tira influência de área de floresta (Caf) sobre as outras métricas.

Sítio	Scale	Caf	NumPf	MPSf	MSIf	MPIf	MNNf	Cam	Cau	Cad	MPIm	MPIu	MPId	SDI
A1	1 km	0.567	-0.272	-0.685	0.131	-0.233	0.118	0.294	-0.161	-0.248	-0.383	-0.242	-0.301	0.691
	2 km	0.448	2.766	-1.149	-0.945	1.560	-0.886	0.132	0.132	-0.036	-0.875	-0.676	0.612	0.902
	3 km	0.498	2.004	-1.480	-0.802	2.296	-1.023	0.973	-0.950	-0.828	-0.635	-0.767	-0.191	0.829
	4 km	0.567	2.261	-1.357	-1.485	1.823	-0.663	0.966	-0.762	-0.737	-0.405	-0.689	-0.227	0.847
	5 km	0.590	2.515	-1.511	-1.731	1.479	-1.082	1.267	-0.596	-0.977	-0.194	-0.625	-0.465	0.762
A10	0.464	-0.598	-0.270	-1.033	-0.166	-0.250	0.249	2.982	-0.680	-0.034	4.654	-0.569	0.922	
	2 km	0.490	1.838	-1.171	-0.912	1.550	-0.638	-0.267	-0.267	0.343	-0.675	-0.627	1.188	1.107
	3 km	0.562	1.864	-1.744	-0.780	3.191	-0.852	0.285	-0.776	-0.180	-0.510	-0.598	0.298	1.024
	4 km	0.638	1.221	-1.372	-1.071	3.774	-1.062	0.733	-0.385	-0.601	-0.302	-0.329	-0.119	0.841
	5 km	0.626	1.619	-1.467	-1.749	2.542	-0.309	1.150	-0.490	-0.904	-0.369	-0.610	-0.328	0.826
A11	0.322	1.674	-0.402	0.914	0.169	-0.368	-1.181	-0.763	1.312	3.766	-0.288	1.876	0.739	
	2 km	0.567	0.629	-1.031	-0.145	-0.479	-1.121	1.748	1.748	-1.702	0.861	-0.363	-1.253	0.568
	3 km	0.540	1.241	-1.448	-0.495	-1.215	-0.382	0.687	-0.485	-0.608	-0.011	-0.618	0.091	0.957
	4 km	0.546	2.205	-1.267	-1.500	-0.457	-0.314	0.936	-0.482	-0.770	-0.432	-0.428	-0.417	0.839
	5 km	0.526	1.908	-1.146	-1.586	-0.514	-0.744	1.433	-0.524	-1.156	-0.404	-0.343	-0.634	0.747
A12	0.193	-0.097	0.501	0.825	0.034	-0.751	0.977	-0.166	-0.977	-0.979	-0.202	-0.833	-1.568	
	2 km	0.775	-0.031	-0.378	-0.514	1.104	-0.312	1.524	1.524	-1.527	0.034	-0.137	-0.192	
	3 km	0.600	1.082	-1.603	-0.740	-2.104	-0.872	0.832	-0.191	-0.786	-0.045	-0.201	-0.593	0.869
	4 km	0.577	1.200	-1.177	-1.337	-0.447	-0.742	0.858	-0.152	-0.768	-0.153	-0.006	-0.420	0.957
	5 km	0.522	1.569	-1.075	-1.745	-0.185	-0.281	1.343	-0.484	-1.086	-0.640	-0.375	-0.695	0.812
A13	0.267	1.499	-0.060	-0.725	-0.064	-0.728	-2.499	0.134	2.489	-0.752	-0.207	3.598	0.828	
	2 km	0.335	-0.689	-0.024	-0.559	-0.527	-0.069	1.001	1.001	-0.899	-1.285	-0.755	-1.110	0.109
	3 km	0.244	-0.239	0.182	0.558	-0.315	-0.616	1.017	-1.266	-0.832	-1.406	-1.356	-1.098	-0.410
	4 km	0.227	-0.284	0.363	0.351	-0.113	0.486	-0.895	-0.650	0.975	-1.924	-0.156	2.040	-0.197
	5 km	0.239	-0.476	0.327	0.875	-0.191	0.856	-0.547	-0.449	0.662	-1.279	-0.155	1.851	-0.185
A14	0.374	-0.884	0.092	-0.095	-0.609	0.043	-0.637	-0.463	0.497	-0.127	-0.275	-0.406	0.798	
	2 km	0.288	-0.732	0.052	0.118	-0.527	-0.945	1.082	1.082	-0.978	-0.317	-0.694	-1.034	-0.184
	3 km	0.243	-0.457	0.228	1.084	-0.342	-1.260	-1.442	-0.929	1.520	-2.368	-0.803	3.026	0.259
	4 km	0.207	-0.643	0.474	0.287	0.003	-0.641	-0.839	-0.850	0.966	-1.319	-0.567	2.358	-0.415
	5 km	0.181	-0.899	0.597	0.569	0.125	2.086	-0.200	-0.807	0.460	-1.608	-0.329	1.836	-1.086
A15	0.782	-0.270	1.030	-0.973	-0.936	0.375	-0.093	-0.308	0.139	-0.072	-0.213	0.314	-1.357	
	2 km	0.345	-0.149	-0.262	-0.779	0.112	-0.707	-0.273	-0.273	0.146	-1.033	1.015	0.434	0.712
	3 km	0.216	0.093	0.253	0.469	0.205	0.941	-0.577	-0.325	0.603	-1.070	-0.532	-0.174	-0.158
	4 km	0.203	-0.053	0.445	1.716	0.031	0.118	-0.810	-0.943	0.958	-0.816	-0.828	0.231	-0.505
	5 km	0.227	-0.143	0.346	0.745	-0.243	1.246	-0.508	-0.837	0.756	-0.784	-0.588	0.053	-0.403
A16	0.730	-0.435	1.069	1.912	-0.904	0.212	-1.092	-0.309	1.135	-0.152	-0.222	0.262	-0.447	
	2 km	0.270	-0.630	0.043	0.067	0.077	1.831	0.223	0.223	-0.306	-1.268	0.741	-0.168	-0.028
	3 km	0.212	0.890	0.178	0.169	-0.049	0.045	-0.797	-0.439	0.831	-0.399	-0.956	0.083	-0.170
	4 km	0.199	0.767	0.411	0.936	0.031	0.506	-0.672	-0.944	0.830	-0.892	-0.829	-0.219	-0.593
	5 km	0.191	0.477	0.459	0.543	0.001	1.044	-1.023	-0.821	1.230	0.120	-0.567	0.380	-0.716
A17	1 km	0.700	-0.530	1.089	1.087	-0.885	0.118	-0.320	-0.309	0.387	-0.198	-0.227	0.197	0.120
	2 km	0.252	-0.235	-0.025	-0.028	0.193	-0.119	-0.383	-0.383	0.433	-1.871	-0.587	0.313	-0.017
	3 km	0.220	-0.922	0.416	-0.130	0.087	2.122	0.716	0.196	-0.721	0.711	0.656	-0.711	-0.482
	4 km	0.238	-1.456	0.464	-0.385	-0.008	3.210	1.218	-0.278	-1.077	-0.224	0.078	-0.855	-0.725
	5 km	0.227	-0.464	0.374	0.066	-0.037	-0.401	1.268	0.023	-1.188	-0.279	0.064	-1.001	-0.897
A18	1 km	0.784	-0.264	1.030	-1.436	-0.937	0.381	-0.047	-0.308	0.093	-0.069	-0.213	0.319	-1.513
	2 km	0.261	-0.285	-0.044	-0.251	0.020	0.136	0.651	0.651	-0.995	1.203	4.009	-0.288	-0.130
	3 km	0.207	-0.592	0.398	-0.347	0.195	1.367	1.251	3.087	-1.604	-0.125	1.144	-0.798	-0.724
	4 km	0.249	-0.562	0.301	-0.223	-0.048	0.758	1.150	2.058	-1.516	0.321	0.414	-0.890	-0.466
	5 km	0.302	-0.449	0.085	-0.209	0.032	1.109	0.790	1.755	-1.330	-0.648	0.457	-0.883	0.154
A19	1 km	0.488	-1.203	1.247	-0.974	-0.754	-0.545	0.930	-0.312	-0.861	-0.525	-0.180	-0.529	0.195
	2 km	0.152	0.033	0.220	0.224	0.024	0.627	0.111	0.111	-0.019	0.697	-0.485	-0.516	-1.338
	3 km	0.172	0.417	0.435	-0.059	0.065	0.180	0.317	-1.274	-0.149	2.177	-1.383	-0.414	-0.962
	4 km	0.192	0.888	0.436	-0.270	0.039	0.426	-0.161	-0.950	0.354	0.506	-0.939	-0.382	-0.834
	5 km	0.168	0.650	0.557	-0.487	0.160	0.175	-0.155	-0.790	0.411	1.041	-0.569	-0.278	-1.305
A2	1 km	0.418	0.618	-0.778	-0.196	1.107	-0.518	0.295	-0.612	-0.182	-0.632	-0.272	-0.576	0.568
	2 km	0.114	0.158	0.338	-0.321	0.096	0.507	0.537	0.537	-0.441	-0.613	-0.503	-1.423	-2.034
	3 km	0.146	0.917	0.538	-0.028	0.184	1.484	-0.429	-1.220	0.571	1.751	-1.437	-0.523	-1.040
	4 km	0.181	0.648	0.497	-0.115	0.042	0.833	-0.223	-1.048	0.433	1.228	-0.999	-0.388	-0.945
	5 km	0.187	0.643	0.469	-0.156	0.011	0.111	-0.937	-0.782	1.137	0.171	-0.574	0.056	-0.732

Área de Floresta (Caf), Número de Fragmentos (NumPf), Tamanho Médio dos Fragmentos (MPSf), Índice de Forma dos Fragmentos (MSIf), Índice de proximidade de área florestada (MPIf), Distancia Media do fragmento mais próximo (MNNf), Área de matriz (Cam), Área de vegetação em rebrota/ arbustiva (Cau), Índice de proximidade de área de matriz (MPIm), Índice de proximidade de área de vegetação em rebrota/ arbustiva (MPIu), Índice de proximidade de área alterada (MPId), e Índice de Diversidade de Shannon para paisagem (SDI)

**S6. Continuação.** Métricas de paisagem em cinco escalas para 24 sítios de uma área fragmentada no sul da Amazônia, já escalonadas por escore de Z e sob tratamento de resíduos que tira influência de área de floresta (Caf) sobre as outras métricas.

Sítio	Scale	Caf	NumPf	MPSf	MSf	MPIf	MNNf	Cam	Cau	Cad	MPIIm	MPIu	MPIId	SDI
<b>A20</b>	1 km	0.423	-1.409	1.293	-0.493	-0.714	-0.749	1.158	-0.013	-1.133	-0.625	-0.245	-0.717	-0.192
	2 km	0.247	0.713	-0.167	-0.452	-0.343	-0.379	-1.586	-1.586	1.498	0.013	-0.736	2.118	0.326
	3 km	0.236	0.112	0.156	-0.531	-0.466	-1.350	-0.681	1.215	0.511	-0.745	1.088	0.156	0.104
	4 km	0.300	-0.172	0.065	-0.190	-0.286	-1.046	-0.453	0.997	0.209	0.069	0.641	-0.299	0.445
	5 km	0.281	-0.611	0.187	0.765	-0.384	-0.970	-0.190	0.480	0.015	1.857	0.217	-0.397	0.234
<b>A21</b>	1 km	0.510	2.271	-1.576	-0.457	0.083	-0.245	0.567	0.886	-0.702	-0.491	0.327	-0.394	0.593
	2 km	0.153	1.436	0.125	-0.349	-0.056	-1.043	-1.029	-1.029	0.987	1.348	-0.711	0.133	-0.908
	3 km	0.217	0.422	0.204	-0.296	-0.339	-1.435	-0.622	1.589	0.407	0.557	1.059	-0.204	-0.087
	4 km	0.275	-0.172	0.158	0.111	-0.436	-1.630	-0.025	0.985	-0.188	2.585	0.682	-0.469	0.136
	5 km	0.280	-0.893	0.235	0.635	-0.377	0.096	-0.065	0.536	-0.121	1.658	0.409	-0.437	0.228
<b>A22</b>	1 km	0.547	1.027	-1.503	0.220	0.047	-0.102	0.362	0.288	-0.384	1.238	-0.050	-0.292	0.708
	2 km	0.950	-0.034	-0.018	0.417	-0.905	0.251	-1.142	-1.142	1.135	0.291	-0.086	0.673	-2.202
	3 km	0.972	-0.517	1.937	0.264	-0.567	0.211	0.013	0.454	-0.070	0.724	0.478	-0.599	-2.504
	4 km	0.977	-1.014	3.120	1.380	-0.070	1.094	-0.031	0.683	-0.118	0.578	1.517	-0.443	-2.473
	5 km	0.966	-1.013	3.376	1.805	-0.132	0.425	-0.249	0.956	-0.092	0.750	1.922	-0.673	-2.637
<b>A23</b>	1 km	0.471	-0.576	-0.303	-0.920	-0.744	-0.598	0.181	-0.612	-0.068	1.631	-0.264	-0.444	0.748
	2 km	0.944	0.394	-1.079	-0.081	0.387	-0.090	-1.397	-1.397	1.384	0.269	-0.093	0.548	-2.078
	3 km	0.965	-0.539	1.747	1.763	0.375	1.143	-0.245	0.420	0.186	0.694	0.449	-0.636	-2.321
	4 km	0.972	-0.732	1.432	1.618	-1.421	0.517	-0.139	0.189	0.089	0.557	-0.144	-0.425	-2.350
	5 km	0.937	-0.593	0.664	1.233	-1.780	1.285	-0.168	0.136	0.111	0.608	0.616	-0.409	-1.851
<b>A24</b>	1 km	0.215	-0.708	0.501	-0.766	-0.585	4.348	1.726	-0.914	-1.565	-0.945	-0.305	-1.250	-2.139
	2 km	0.706	-0.867	1.576	2.160	-1.311	3.279	-0.570	-0.570	0.623	0.621	-0.377	-0.062	0.802
	3 km	0.696	-0.347	-0.573	1.432	-0.532	0.250	-2.595	-0.444	2.581	-0.316	-0.261	1.448	1.161
	4 km	0.705	0.388	-1.263	0.804	-1.262	0.552	-2.791	-0.479	2.707	-0.408	-0.512	2.113	1.245
	5 km	0.756	0.134	-1.206	0.867	-1.714	0.149	-2.487	-0.440	2.463	-0.152	-0.766	2.551	0.867
<b>A3</b>	1 km	0.644	1.334	-2.057	2.654	1.860	0.181	0.248	-0.460	-0.225	0.264	-0.236	-0.075	0.315
	2 km	0.723	-1.119	3.538	1.764	-1.784	-0.411	-1.241	-1.241	1.271	0.038	-0.356	0.022	0.858
	3 km	0.722	-1.008	1.039	1.923	-0.034	0.585	-1.861	-0.360	1.857	0.071	-0.193	2.525	0.971
	4 km	0.730	-0.524	-0.486	1.251	0.014	0.249	-2.014	-0.416	1.968	-0.070	-0.477	1.998	1.059
	5 km	0.768	-0.408	-0.620	0.842	-1.225	0.250	-1.939	-0.419	1.946	-0.050	-0.765	2.077	0.753
<b>A4</b>	1 km	0.744	0.291	-1.397	0.184	2.812	0.435	0.066	-0.308	-0.020	-0.116	-0.219	0.224	-0.624
	2 km	0.636	-0.231	-0.383	-0.665	-1.509	0.214	1.334	1.334	-1.316	0.472	0.200	-0.525	0.576
	3 km	0.655	0.150	-1.098	-1.668	0.054	0.298	1.141	0.322	-1.151	0.025	0.174	-0.617	0.701
	4 km	0.709	-0.321	-0.674	-1.188	0.631	0.071	0.708	0.024	-0.665	0.227	-0.262	-0.500	0.688
	5 km	0.711	-0.708	-0.322	-0.637	1.472	0.025	0.624	-0.148	-0.531	-0.144	-0.603	-0.494	0.684
<b>A5</b>	1 km	0.684	-0.581	1.102	-0.742	-0.875	0.068	0.271	-0.309	-0.225	-0.223	-0.229	0.044	-0.003
	2 km	0.726	-0.522	0.518	-1.370	2.767	-0.222	0.598	0.598	-0.724	-0.311	0.871	0.060	0.508
	3 km	0.737	-0.682	0.327	-1.301	0.143	0.317	0.641	0.693	-0.711	0.401	0.340	-0.488	0.480
	4 km	0.750	-0.738	-0.129	-0.833	-0.250	0.147	0.616	0.310	-0.641	0.101	-0.145	-0.351	0.494
	5 km	0.770	-1.021	0.459	-0.810	1.845	0.697	0.788	0.016	-0.738	0.023	-0.585	-0.590	0.265
<b>A6</b>	1 km	0.164	-0.870	0.758	0.985	-0.530	-0.355	0.909	-0.915	-0.728	0.326	-0.314	-0.690	-1.962
	2 km	0.624	0.476	-1.031	-0.749	0.057	-0.489	0.914	0.914	-0.924	-0.834	0.302	-0.747	0.823
	3 km	0.605	0.125	-1.035	-1.577	-0.300	-0.868	0.860	-0.211	-0.811	-0.454	-0.216	-0.587	0.883
	4 km	0.556	-0.422	-0.571	-0.512	-0.350	-1.187	0.890	-0.442	-0.736	-0.913	-0.528	-0.652	0.878
	5 km	0.491	-0.109	-0.580	-0.381	-0.026	-1.083	0.341	-0.623	-0.106	-1.273	-0.688	-0.495	1.097
<b>A7</b>	1 km	0.396	1.228	-0.778	0.131	1.197	-0.505	-0.091	2.981	-0.318	-0.244	-0.035	-0.603	1.025
	2 km	0.573	0.129	-0.744	-0.635	0.071	-0.938	0.292	0.292	-0.286	-0.436	0.284	-0.322	1.019
	3 km	0.556	-0.433	-0.544	-0.866	-0.171	-0.634	0.860	0.011	-0.839	-0.815	-0.329	-0.688	0.939
	4 km	0.482	-0.386	-0.452	-0.794	-0.530	-0.240	0.810	-0.620	-0.623	-1.143	-0.643	-0.744	0.803
	5 km	0.451	-0.286	-0.422	-0.418	0.044	-1.685	0.125	-0.698	0.120	-1.466	-0.683	-0.308	1.017
<b>A8</b>	1 km	0.436	-0.687	-0.158	-0.594	1.436	-0.529	0.136	0.286	-0.182	-0.605	-0.248	-0.113	0.877
	2 km	0.275	-1.652	0.658	2.348	-0.259	1.220	-1.298	-1.298	1.332	1.335	0.142	2.726	0.416
	3 km	0.257	-2.302	0.904	1.253	-0.265	1.128	-0.114	0.276	0.076	0.390	2.200	0.252	0.100
	4 km	0.300	-1.314	0.256	1.207	-0.390	-0.703	0.063	2.626	-0.623	1.344	3.177	-0.447	0.377
	5 km	0.329	-0.766	0.053	0.312	-0.360	-1.299	-0.324	2.719	-0.619	1.258	2.577	-0.378	0.841
<b>A9</b>	1 km	0.262	-0.559	0.257	0.362	0.192	-0.035	-2.408	-0.315	2.444	-0.054	-0.296	0.959	0.675
	2 km	0.288	-1.398	0.440	1.659	-0.319	0.307	-0.964	-0.964	1.003	2.336	-0.378	-0.502	0.386
	3 km	0.196	-1.282	0.583	0.709	-0.094	-0.780	-0.230	0.606	0.149	1.400	2.063	-0.029	-0.420
	4 km	0.250	-0.785	0.328	0.243	-0.320	-0.739	0.105	1.528	-0.426	1.485	1.973	-0.495	-0.104
	5 km	0.292	-0.676	0.158	0.655	-0.543	-1.701	-0.337	2.290	-0.462	1.806	2.563	-0.342	0.527

Área de Floresta (Caf), Número de Fragmentos (NumPf), Tamanho Médio dos Fragmentos (MPSf), Índice de Forma dos Fragmentos (MSf), Índice de proximidade de área florestada (MPIf), Distancia Media do fragmento mais próximo (MNNf), Área de matriz (Cam), Área de vegetação em rebrota/ arbustiva (Cau), Índice de proximidade de área de matriz (MPIIm), Índice de proximidade de área de vegetação em rebrota/ arbustiva (MPIu), Índice de proximidade de área alterada (MPIId), e Índice de Diversidade de Shannon para paisagem (SDI)

### **3. HABITATS FRAGMENTADOS NA AMAZÔNIA: O QUE AFETA A DIVERSIDADE DE MORCEGOS?**

*Manuscrito a ser submetido para Diversity and Distributions*

#### **Fragmented habitats in Amazon: What matters to bat diversity?**

Ana C. M. Martins<sup>1</sup>, Michael R Willig<sup>2</sup>, Steven J Presley<sup>2</sup>, Jader Marinho-Filho<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> PPG Ecologia, Universidade de Brasília, Brasil. E-mail: martins79.ana@gmail.com

<sup>2</sup> Center for Environmental Sciences & Engineering and Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, CT, USA

<sup>3</sup> Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasil

## Resumo

A degradação de florestas tropicais tem reduzido o percentual de habitat, criando paisagens fragmentadas e desmatadas. Estas alterações na paisagem causam muitos ajustes na distribuição, abundância e capacidade de cada espécie persistir em uma determinada área. Devido aos vários serviços ecossistêmicos desempenhados pelos morcegos dispersores de sementes, polinizadores, predadores de topo, estes animais contribuem para funcionamento das florestas e, portanto, merecem atenção particular por afetarem diretamente a integridade florestal. Desta forma, compreender como a diversidade dos morcegos é afetada por variações em uma paisagem fragmentada é necessária para subsidiar ações de manejo e de conservação. Com este objetivo, morcegos foram coletados em 24 sítios no sudeste da Amazônia Brasileira (96 noites, 8640 m<sup>2</sup>.h / sítio), e a estrutura da paisagem também foi quantificada. As respostas às características da paisagem foram detectadas para riqueza, abundância total, equitabilidade, dominância, raridade, diversidade taxonômica, e diversidade filogenética de morcegos filostomídeos em um gradiente ambiental de perda florestal no sul da Amazônia. Nós usamos uma abordagem de múltiplas hipóteses concorrentes em uma seleção de modelos por AIC, com o objetivo de descobrir quais características da paisagem importam para as métricas de diversidade de morcegos: tamanho do fragmento; quantidade de floresta; características do hábitat, da matriz, ou de toda a paisagem. Este processo foi reproduzido para 5 escalas de análise com raio de 1, 2, 3, 4 e 5 km, porque espécies tem diferentes estratégias de forrageio. Os dados foram analisados usando modelos lineares generalizados de efeito misto (GLMM). As dimensões de diversidade e abundância apresentaram relações variadas com as métricas da paisagem e dependente de escalas, as demais métricas não apresentaram um padrão. Diversidade taxonômica e filogenética respondem positivamente a área de floresta em escala local. A abundância apresentou respostas em todas as escalas e muito diferenciadas, o que demonstra as formas complexas em que perturbação antrópica pode afetar cada espécie de morcego, gerando em uma visão global associada a relações inconsistentes. O estudo reforça a ideia clássica da biologia da conservação, sobre a relação espécie-área, indicando que a quantidade de habitat é um determinante da diversidade taxonômica e filogenética de morcegos em áreas fragmentadas da Amazônia.

**Palavras-Chave:** Amazônia, Fragmentação florestal, Ecologia de paisagens, Multidimensões da diversidade

## **Abstract**

The degradation of tropical forests has reduced habitat percent, creating deforested and fragmented landscapes. These changes in landscape cause many adjustments in distribution, abundance, and ability of each species to persist in an area. Because seed dispersers, pollinators, or top predators, contribute to the structure and function of forests, they deserve particular attention as they directly affect forest integrity. Thus, understanding how bat diversity is affected by variation in fragmented landscape is needed to inform management and conservation action. To do so, bats were collected at 24 sites in the southern Brazilian Amazon (96 nights, 8640 m<sup>2</sup>.h / site), and landscape metrics was quantified as well. Responses to landscape features were detected for richness, total abundance, evenness, dominance, rarity, taxonomic diversity, and phylogenetic diversity of phyllostomid bats along an environmental gradient of forest loss in southern Amazon. We have used multiple hypothesis approach in a model selection by AIC, to aim which landscape attribute matters most to bat diversity metrics: patch size; forest amount; habitat, matrix or landscape characteristics. This procedure was taken at five scales with radii of 1, 2, 3, 4 and 5 km, because bat species has different foraging strategies. Data were analyzed using generalized linear mixed effect models (GLMERs). Dimensions of bat diversity and abundance presented different relationships with landscape metrics and they are scale dependent, other community metrics did not show a pattern. Taxonomic and phylogenetic diversity were positively associated to forest area at local scale. Total abundance presented different responses at all scales, which shows the complex ways in which human disturbance can affect each bat species, resulting in an overall view linked to inconsistent relationships. The study reinforces the classical idea of conservation biology on the species-area relationship, indicating that the amount of habitat is a determiner of the taxonomic and phylogenetic diversity of bats in fragmented areas of the Amazon.

**Keywords:** Amazon, Forest fragmentation, Landscape ecology, Multi-scale approach, Multidimensions of biodiversity

### 3.1. Introdução

A perda de habitat e a fragmentação são consideradas as ameaças mais sérias à biodiversidade e a principal causa da atual crise de extinção (Laurance & Bierregaard 1997). A porcentagem de áreas alteradas do mundo é extremamente alta, e continua em ascensão, associada a perdas globais de florestas de cerca de 2,3 milhões de quilômetros quadrados em uma década (Hansen et al. 2013). Os trópicos representam o único domínio climático a apresentar uma tendência de aumento de perda florestal de cerca de 2000 quilômetros quadrados por ano. Entretanto, a visão maniqueísta, muitas vezes transmitida pelo debate de perda de habitat versus fragmentação enfraqueceu por um tempo o progresso das pesquisas para conter a crise da biodiversidade em um momento em que grandes mudanças no uso da terra rapidamente alteram diversos ecossistemas (Gibson et al. 2011, Lindenmayer, Cunningham & Young 2012, Villard & Metzger 2014).

Entre os processos associados à modificação da paisagem que afetam os padrões de biodiversidade estão a perda de vegetação nativa, a fragmentação (causando uma ruptura na vegetação nativa) e a permeabilidade ou utilidade da matriz (Tscharntke et al. 2012). Enquanto, a perda de vegetação nativa e efeitos da matriz estão associados com a presença e proporção paisagens naturais ou modificadas, independentemente do arranjo espacial (composição da paisagem), a fragmentação *per se* afeta a conectividade e arranjo espacial (configuração da paisagem) das manchas de recurso (Bennett, Radford & Haslem 2006). Assim, uma compreensão abrangente dos efeitos de perda de vegetação nativa, a fragmentação *per se* e o uso da matriz por vários aspectos das comunidades animais, demanda o emprego de características das paisagens, tanto de composição quanto de configuração.

O debate sobre a importância relativa da perda de habitat e da fragmentação na biodiversidade chegou a um impasse (Villard & Metzger 2014). Os dois fenômenos geralmente ocorrem simultaneamente (Haila 2002) e suas consequências muitas vezes se confundem (Didham, Kapos & Ewers 2012), o que leva a necessidade de se isolar os efeitos de cada um deles (Fahrig 2003, Lindenmayer & Fischer 2007), mesmo que estudos experimentais indiquem que a configuração tanto do habitat (Robertson &

Radford 2009) quanto da matriz (Villard & Haché 2012) influenciam a permeabilidade da paisagem e a interação das espécies (Cooper, Li & Montagnes 2012).

Quando se deseja estudar a influência da variação paisagem, morcegos são animais relevantes, pois utilizam diferentes tipos de habitat para vários aspectos de sua ecologia (e.g. abrigo, forrageio, Kunz & Fenton 2005). Entre os mamíferos, são um dos grupos mais especiosos e abundantes em localidades tropicais (Voss & Emmons 1996), realizando importantes serviços ecológicos, como a dispersão de sementes e polinização (Kunz et al. 2011). Igualmente, a composição de espécies de morcegos pode estar associada às características ambientais (Willig et al. 2000, Stoner 2005), à disponibilidade de recursos (Aguirre et al. 2003, Giannini & Kalko 2004), à degradação do habitat (Fenton et al. 1992, Medellín et al. 2000, Estrada & Coates-Estrada 2002, Clarke et al. 2005), ou à fragmentação do habitat (Gorresen & Willig 2004, Gorresen et al. 2005). Devido a essas características, o número estudos sobre morcegos em habitats neotropicais fragmentados tem aumentado (Fenton et al. 1992, Cosson et al. 1999, Schulze et al. 2000, Gorresen & Willig 2004, Gorresen et al. 2005, Klingbeil & Willig 2009, Cisneros et al. 2015).

As diferenças nos padrões de forrageamento e recursos alimentares pelos morcegos desencadeiam respostas específicas ou de acordo com a guilda para diferentes características da estrutura de paisagens. Como já verificado em estudos prévios, as respostas dos morcegos às características da paisagem parecem ser espécie-específicas e dependentes da escala (Gorresen & Willig 2004, Gorresen et al. 2005, presente estudo, Capítulos 1 e 2). Além disso, as abordagens com multi-escalas são essenciais para interpretar quaisquer variações seja em nível de comunidade ou de população (Klingbeil & Willig 2009), permitindo verificar relações como frugívoros e quantidade de floresta, ou insetívoros e a configuração da paisagem.

Para prever os efeitos de alterações antrópicas sobre as comunidades e subsidiar uma política eficaz de conservação é fundamental compreender os padrões espaciais da biodiversidade e os mecanismos que os moldam. O estudo dos fatores que influenciam a dinâmica espacial da biodiversidade tem se baseado principalmente na dimensão taxonômica (Cisneros et al. 2015). Grande parte destes estudos considera riqueza de espécies como substituta para a biodiversidade, o que implica em usar todas as espécies como igualmente distintas, não ponderando sobre a variação evolutiva entre as espécies.

Desta forma, análises baseadas somente na dimensão taxonômica podem gerar uma visão incompleta e tendenciosa da dinâmica da biodiversidade (Stevens et al. 2003).

Trabalhos mais recentes têm procurado incluir histórias evolutivas nos cálculos das estimativas da biodiversidade (Cisneros et al. 2014, Stevens & Tello 2014, Cisneros et al. 2015, Stevens & Gavilanez 2015). A dimensão filogenética da biodiversidade expressa diferenças evolutivas entre as espécies com base em quantas vezes esta divergiu de um ancestral comum (Faith 1992). Desta forma, uma avaliação que inclua as dimensões taxonômica e filogenética da biodiversidade, além de seus índices clássicos (equitabilidade, raridade, dominância, abundância) ao longo de gradientes ambientais revela mais sobre a importância relativa de mecanismos ecológicos e evolutivos que estruturam os componentes das comunidades, do que uma análise mais simples baseada somente na riqueza de espécies.

No bioma amazônico, as florestas de terra-firme são o principal tipo de vegetação, e a riqueza de espécies de mamíferos neste habitat é muito maior que em outras formações vegetais do bioma, aparentemente em função da alta heterogeneidade e diversidade florística desta floresta (Haugaasen & Peres 2005). Entretanto, o intenso desmatamento em alguns estados da Amazônia tem contribuído para o processo de fragmentação e perda de habitats ricos como esta floresta. Estas alterações na paisagem causam muitos ajustes na distribuição, abundância e capacidade de cada espécie persistir em uma determinada área. Devido aos vários serviços ecossistêmicos desempenhados pelos morcegos, estes animais contribuem para o funcionamento dos ecossistemas florestais. Assim, compreender como as dimensões da diversidade de morcegos são afetadas por variações de uma paisagem fragmentada promoverá o avanço das discussões a respeito dos efeitos isolados da fragmentação e perda de habitat sobre a biota auxiliando tomadas de decisões no âmbito da sua conservação.

O presente estudo teve como objetivo identificar quais as características da paisagem (composição e configuração) que melhor explicam a variação da diversidade taxonômica e filogenética de morcegos, além de outros parâmetros de comunidades, através de uma abordagem de múltiplas hipóteses concorrentes. Estas permitiram avaliar separadamente o processo de fragmentação (métricas de configuração de paisagem) e o processo de perda de habitat (métricas de composição da paisagem), com um enfoque de análise de multi-escalas de resposta. Desta forma, é esperado que a

diversidade taxonômica seja mais afetada por características associadas à quantidade de floresta (composição), visto que riqueza de espécies e abundância total são geralmente relacionadas as variações na quantidade de recurso (alimento e abrigo). E a diversidade filogenética seria influenciada tanto pela composição quanto pela configuração, baseada no pressuposto de que a diversidade das características das espécies são conservadas filogeneticamente e associadas à diversidade de recursos.

### **3.2. Materiais e Métodos**

**Área de Estudo.** O estudo foi realizado no município de Alta Floresta (09°53'S, 56°28'W), localizado no norte do estado do Mato Grosso. O município se encontra dentro do bioma amazônico e a formação vegetal dominante é a floresta de terra firme. Atualmente, há apenas 46% de vegetação nativa restante nesta área, caracterizando o município como um dos que mais desmatam na Amazônia. A matriz antrópica é formada essencialmente de inúmeras propriedades rurais voltadas para a pecuária, constituindo assim uma paisagem de pasto relativamente homogênea (Michalski et al. 2008).

O desenho amostral consta de 24 sítios no município de Alta Floresta, estado do Mato Grosso, situado no arco de desmatamento da Amazônia (Figura 3-1). Para cada um destes sítios foram consideradas 5 áreas circulares de 1 a 5 km para análise espacial em multi-escalas.

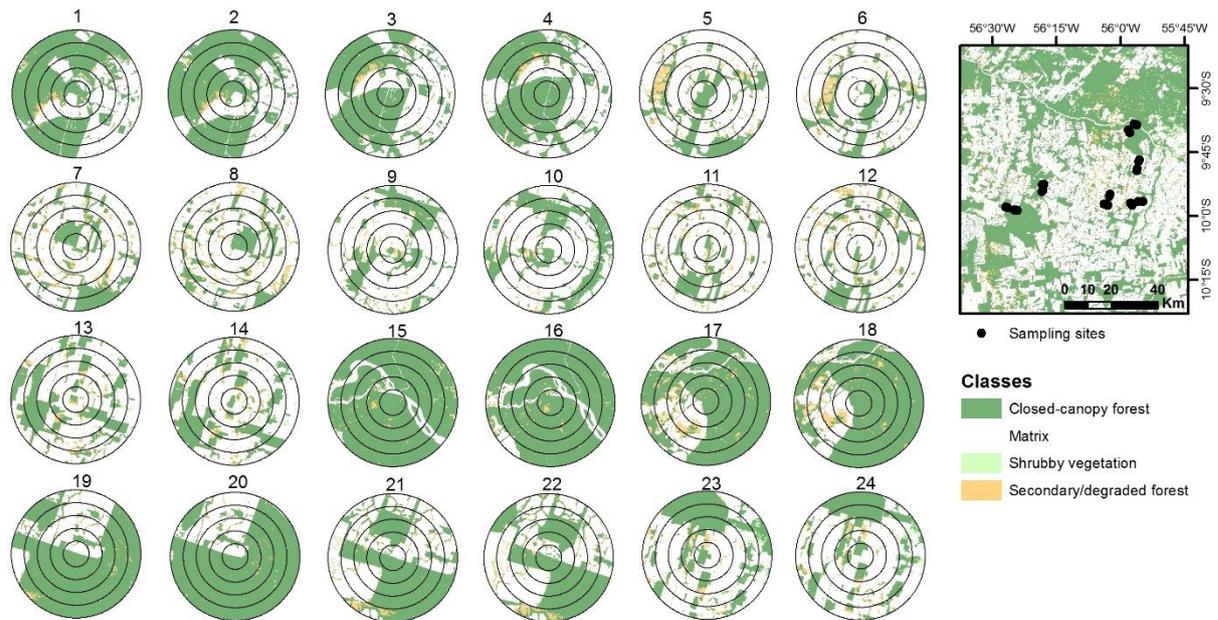


Figura 3-1. Área de Estudo no município de Alta Floresta, norte do estado do Mato Grosso, classes de cobertura do solo, sítios amostrais e suas respectivas áreas circulares utilizadas na análise de múltiplas escalas.

**Captura dos animais.** Morcegos foram coletados em 24 sítios no sul da Amazônia brasileira (96 noites, 8640 m<sup>2</sup>.h/sítio). Todos os sítios (1 km) seguem o mesmo protocolo de coletas, utilizando 12 redes de neblina (12 x 2,6 m) dispostas ao longo de trilhas (picadas abertas para o estudo) em sub-bosque, abertas seis horas por noite. Para inserir a variação sazonal foram realizadas 4 noites de coleta em cada unidade amostral (em estações secas e chuvosas), totalizando 96 noites de coleta. Os trabalhos de campo foram realizados com amostragem de dois sítios (1 km) na mesma noite, em quatro campanhas com 12 noites de coleta, sendo duas viagens na estação seca (abril e julho de 2013) e duas viagens na estação chuvosa (outubro de 2013 e janeiro de 2014). O esforço amostral total não variou entres os sítios, com 8640 m<sup>2</sup>.h/ sítio (totalizando 207360 m<sup>2</sup>.h), calculado de acordo com Straube & Bianconi (2002), multiplicando a área de cada rede pelo tempo de exposição em campo, pelo número de repetições pelo número de redes.

Os indivíduos capturados tiveram os dados biométricos registrados (peso e antebraço) para identificação em nível de espécie e foram liberados no local da captura. Todos indivíduos capturados receberam marcações com o número do sítio, para

verificar se um indivíduo usa mais de um sítio, ou se há troca entre eles. O número do sítio foi colocado na parte inferior da membrana da asa através de marcação temporária por pontos (~1 ano). A identificação das espécies segue Gardner (2007), Lim & Engstrom (2001) e Díaz et al. (2011). Exemplares testemunhos das espécies registradas foram coletados e depositados na Coleção de Mamíferos da Universidade de Brasília. As coletas e capturas foram autorizadas pela licença do ICMBIO (SISBIO 36201-2).

**Variáveis Resposta.** A família Phyllostomidae é o foco deste estudo porque é a família mais diversa taxonômica e funcionalmente na região Neotropical, agindo em um amplo espectro de interações biológicas, e sendo reconhecidos como indicadores da qualidade do habitat (Fenton et al. 1992, Medellín et al. 2000, Jones et al. 2009). Diferentes componentes da biodiversidade foram analisados sob efeitos de diferentes composições e configurações da paisagem. Incluir medidas de biodiversidade baseadas na abundância relativa (equitabilidade, dominância, raridade e diversidade) em análises e não apenas usar a riqueza é de extrema importância, pois estas medidas não variam com a paisagem da mesma forma (Gorresen & Willig 2004). Desta forma, foram analisadas: riqueza, abundância, equitabilidade, índice de dominância, índice de raridade, diversidade taxonômica (Shannon), Diversidade filogenética (Rao's Q), Diversidade filogenética ponderada pela abundância (Rao's Q, abundância).

A riqueza foi calculada pelo número de espécies em cada sítio. O índice de Berger & Parker (1970) foi usado para obter a dominância (número de indivíduos da espécie mais abundante/ número total de indivíduos da comunidade). Raridade foi obtida pelo número de espécies em cada sítio cuja abundância relativa na área de estudo foi  $\leq S-1$  (Camargo 1992). Equitabilidade (Pielou 1975), uma medida da distribuição dos indivíduos pelas espécies, foi calculada por pela fórmula  $J = H' / (\ln S)$ , onde  $H'$  é o índice de diversidade de Shannon-Weiner e  $S$  é o número de espécies.

A diversidade taxonômica foi calculada pelo índice de diversidade verdadeira de Shannon (Jost 2006). A diversidade filogenética (Faith 1992, Botta-Dukát 2005, Cisneros et al. 2014) foi baseada no comprimento dos ramos de uma super-árvore em nível de espécie para os morcegos (Jones, Bininda-Emonds & Gittleman 2005). Esta árvore é uma das mais completas disponíveis para morcegos. Das 43 espécies de morcegos da família Phyllostomidae analisadas, apenas quatro não estavam presentes nesta árvore. E nestes casos as espécies foram substituídas pelo congênera mais

próximo presente na super-árvore: *Micronycteris megalotis* (*M. microtis*), *Artibeus aztecus* (*A. gnomus*), *Tonatia bidens* (*T. saurophila*), *Plathyrrhinus helleri* (*P. incarum*). Os efeitos dessas substituições são mínimos devido ao comprimento dos ramos das espécies congêneres serem muito similares. O valor da diversidade filogenética será estimado pela entropia quadrática de Rao (Q Rao; Botta-Dukát 2005).

As distribuições dessas variáveis são de diferentes famílias, e foram incorporadas aos modelos da seguinte forma: diversidade taxonômica é gaussiana; dominância e diversidade filogenética são distribuição gama (*link-identity*) e a equitabilidade transformada por: Equitabilidade  $^{(1/2)}$ , apresentou distribuição gaussiana.

Para testar a existência de autocorrelação espacial, foi utilizado o teste de I de Moran (Moran 1950) nos resíduos dos modelos. Os resultados dos testes não foram significativos, de modo que não houve necessidade de explicar a correlação espacial entre as variáveis nos locais de amostragem.

**Variáveis de paisagem.** A paisagem foi previamente mapeada por classificação não-supervisionada das imagens de satélite Landsat 5 TM do município no ano de início das coletas de dados em campo (2013), obtidas no banco de dados do INPE (<http://www.dgi.inpe.br/CDSR/>). As classificações foram realizadas com o programa ENVI 4.7 (<http://www.envi.com.br/>) sendo as classes: floresta primária, matriz de pasto, áreas de vegetação com rebrota e ou arbustiva e áreas muito alteradas, mas que não são consideradas pasto.

As métricas da paisagem (McGarigal & Marks 1995) foram obtidas no software ArcGis 9.3, por meio da extensão Patch Analyst. Com o objetivo de evitar a utilização de métricas redundantes, optou-se por verificar colinearidade e autocorrelação das variáveis. Primeiramente, evitou-se a multicolinearidade nos modelos por meio da exclusão de variáveis de paisagem com fatores de inflação da variância  $> 10$ , utilizando a função *vif* () do pacote *car* no R.

Como a abordagem da análise é exploratória, por ter muitas variáveis, modelos e hipóteses, foi escolhido um valor de corte para inflação da variância mais liberal que o tradicional (cerca de 4). Mesmo com esta seleção por *vif*, ainda foi necessário resolver duas questões de colinearidade: 1) a variável Caf (quantidade de área florestada)

indicava colinearidade com algumas outras métricas, mas por ser uma das variáveis explicativas mais importantes, optou-se por fazer um tratamento de resíduos para retirar efeito de Caf sobre as outras variáveis e; 2) a variável Cad (quantidade de área alterada) mesmo após estes dois tratamentos ainda apresentava colinearidade e foi retirada da análise.

As variáveis selecionadas foram: Tamanho do Fragmento (Psize), Área de Floresta (Caf), Número de Fragmentos (NumPf), Tamanho Médio dos Fragmentos (MPSf), Índice de Forma dos Fragmentos (MSif), Índice de proximidade de área florestada (MPIf), Distância Média do fragmento mais próximo (MNNf), Área de matriz (Cam), Área de vegetação em rebrota/ arbustiva (Cau), Índice de proximidade de área de matriz (MPIm), Índice de proximidade de área de vegetação em rebrota/ arbustiva (MPIu), Índice de proximidade de área alterada (MPIa), e Índice de Diversidade de Shannon para paisagem (SDI) (Tabela 3-1). Por fim, as variáveis foram escalonadas através do score Z, função *scale* () do R.

Tabela 3-1. Métricas de paisagem, siglas e seus significados. CP são métricas de composição da paisagem e CF são métricas de configuração da paisagem.

Abreviação	Tipo	O que é?	O que representa?
Psize	CP	Tamanho real do fragmento em que se encontra a amostra	Tamanho do Fragmento
Ca	CP	Percentual da classe de cobertura do solo na paisagem	Quantidade relativa daquela classe na paisagem (Caf- floresta, Cam- matriz de pasto, Cau- vegetacao arbustiva)
NumPf	CP	Número de fragmentos de floresta na paisagem	Fragmentação da Paisagem
MPSf	CP	Tamanho médio de fragmentos	Quantidade e Qualidade do habitat
MNNf	CF	Distância média dos fragmentos vizinhos mais próximos	Isolamento dos fragmentos (média das distâncias mais curtas)
MPI	CF	Índice de proximidade das manchas de floresta	Isolamento de forma geral, de cada classe (MPIf, MPIm, MPIu)
MSif	CF	Índice de forma das manchas de floresta	Nível de recortes e efeito de borda
SDI	CP	Índice de Diversidade de Shannon da paisagem	Nível de heterogeneidade horizontal da paisagem

**Análises Estatísticas.** As análises se basearam em múltiplas hipóteses concorrentes, que se baseiam nas teorias de que fundamentam a ecologia de paisagens e os estudos de fragmentação (teoria de biogeografia de ilhas, MacArthur & Wilson 1963). Modelos lineares generalizados de efeito misto foram usados (*glmer*, R Development Core Team 2013), porque quando se trabalha com estudos observacionais com efeitos aleatórios é

necessária grande atenção à pseudoreplicação, e saber como reconhecê-la (Crawley 2007a, ver Cap. 19. Mixed-Effects Models), controlando o ruído da variação espacial através dos blocos aleatórios do *glmer*. Essas hipóteses concorrentes (Tabela 3-2) são descritas por um ou mais modelos, e este conjunto de modelos definidos a priori foi submetido a uma seleção de modelos com base no Critério de Informação de Akaike (AIC; Anderson & Burnham 2002).

O AIC indica o desvio entre a distribuição proposta no modelo e a distribuição do conjunto de dados, sendo que o modelo com menor AIC representa uma distribuição mais plausível. Entretanto, pela teoria da informação de Akaike, entre os modelos concorrentes, também são considerados plausíveis aqueles com  $\Delta\text{AIC} < 2$  (delta-AIC: diferença entre o menor valor de AIC e o valor do modelo analisado). Desta forma, como podem ser gerados mais de um modelo que explique a distribuição da variável resposta, os modelos mais plausíveis para cada variável resposta (14 populações de morcegos mais abundantes) foram selecionados com os seguintes critérios: 1) Modelos que apresentam  $\Delta\text{AIC} < 2$  são considerados bons modelos; os demais são excluídos; 2) Se o modelo nulo estiver entre os modelos com  $\Delta\text{AIC} < 2$ , nenhum modelo selecionado é plausível para aquela variável; 3) Modelos selecionados que não atendem as premissas dos testes de modelo linear (lm) também são excluídos (análise de resíduos).

Tabela 3-2. Múltiplas hipóteses concorrentes, com modelos lineares generalizados de efeito misto (Glmer) foram usados para testar quais características da paisagem subsidiam a persistência de 14 espécies de morcegos na região de Alta Floresta, MT, Brasil, entre 2013 e 2014.

Hipóteses Concorrentes		Modelos
Hipóteses centradas na Floresta	Hipótese 1. Só o Tamanho do Fragmento importa	m1) $Y \sim Psize$
	Hipótese 2. Só a Area total de Habitat importa	m2) $Y \sim Caf$
		m3) $Y \sim Caf + MPSf + NumPf + MPIf + MSif + MNNf$
	Hipótese 3. Só o habitat importa	m4) $Y \sim MPSf + NumPf + MPIf + MSif + MNNf$
		m5) $Y \sim Caf + MPSf + NumPf$
		m6) $Y \sim MPSf + NumPf$
		m7) $Y \sim Caf + MPIf + MSif + MNNf$
		m8) $Y \sim MPIf + MSif + MNNf$
Hipóteses centradas na matriz		m9) $Y \sim Cam + Cau + MPId + MPIu + MPIm$
	Hipótese 4. Só a matriz importa	m10) $Y \sim Cam + Cau$
		m11) $Y \sim MPId + MPIu + MPIm$
Hipótese 5. A diversidade da paisagem é o determinante		m12) $Y \sim Caf + Cam + Cau + SDI$ m13) $Y \sim Caf + Cam + Cau$ m14) $Y \sim SDI$
Hipótese 6. Tudo importa		m15) $Y \sim Psize + Caf + MPSf + NumPf + MPIf + MSif + MNNf + Cam + Cau + MPId + MPIu + MPIm + SDI$
Hipótese 7. Nada importa		m16) $Y \sim 1$

Variáveis de Paisagem: Psize (Tamanho do fragmento), Caf (Area Total de Floresta), MPSf (Tamanho Médio dos Fragmentos de Floresta), NumPf (Número de Fragmentos de Floresta), MPIf (Índice de Proximidade dos Fragmentos Florestais), MSif (Índice de Forma dos Fragmentos Florestais), MNNf (Índice de Vizinho Florestal Mais Próximo), Cam (Área Total de Matriz), Cau (Área Total de Vegetação Rasteira até 3 m), MPId (Índice de Proximidade de Áreas Alteradas, MPIu (Índice de Proximidade de Áreas de Vegetação Rasteira até 3 m), MPIm (Índice de Proximidade de Áreas de Matriz), SDI (Índice de Diversidade de Shannon para Paisagem, ou Heterogeneidade Horizontal)

### 3.3. Resultados

Um esforço amostral total de 207.360 m<sup>2</sup>.h resultou na captura de 1.638 filostomídeos representando 43 espécies em 24 sítios no sudeste da Amazônia Brasileira (96 noites, 8640 m<sup>2</sup>.h / sítio, Tabela S 7- Material Suplementar). A riqueza variou de 8-20 espécies, e a abundância entre 22-154 indivíduos. As análises focaram nas variáveis: riqueza, abundância, diversidade taxonômica, diversidade filogenética 1 (ponderada pela abundância), diversidade filogenética 2, equitabilidade, dominância e raridade de morcegos filostomídeos da área (Tabela 3-3).

Tabela 3-3. Lista de métricas de diversidade de morcegos filostomídeos, em cada sítio amostrado na região de Alta Floresta, MT, Brasil, entre 2013 e 2014. Latitude (lat), Longitude (long), Riqueza (S), Abundância (Abun), Diversidade Taxonômica (TD), Equitabilidade (Even), Dominância (Dom), Raridade (Rar), Diversidade Filogenética ponderada pela abundância (PD).

Sítio	lat	long	S	Abun	TD	Even	Dom	Rar	PD
A1	-9,877549	-56,295876	17	98	8,88	0,41	2,8	7	5,58
A2	-9,878533	-56,302573	14	49	5,75	0,39	1,81	6	3,06
A3	-9,897928	-56,30027	13	63	9,22	0,55	3,94	5	7,45
A4	-9,905668	-56,305312	20	93	11,8	0,45	4,04	12	8,23
A5	-9,957614	-55,951489	9	22	6,23	0,57	2,44	2	4,48
A6	-9,950251	-55,958085	13	98	4,05	0,3	1,51	4	2,2
A7	-9,958174	-56,048364	11	39	6,67	0,5	2,29	5	4,31
A8	-9,953552	-56,061263	17	106	7,3	0,34	3,03	8	5,14
A9	-9,942451	-55,927298	15	54	8,55	0,47	3,6	8	5,83
A10	-9,942509	-55,910194	11	42	6,54	0,55	2,1	5	3,9
A11	-9,92381	-56,04106	17	59	10,13	0,5	2,81	9	6,14
A12	-9,915531	-56,038271	8	38	5,17	0,51	2,92	4	4,2
A13	-9,824235	-55,932595	20	154	4,35	0,23	1,52	10	2,23
A14	-9,814494	-55,930855	17	153	2,81	0,19	1,29	7	1,63
A15	-9,643042	-55,934214	15	51	10	0,52	3,92	8	7,5
A16	-9,640304	-55,944445	13	67	6,01	0,38	2,16	5	3,7
A17	-9,663943	-55,966854	20	71	12,56	0,5	3,74	12	8,33
A18	-9,672559	-55,962293	10	31	7,08	0,56	3,44	3	5,49
A19	-9,977343	-56,413199	11	36	7,4	0,53	3	3	5,54
A20	-9,979742	-56,402502	15	73	8,27	0,43	2,92	7	5,6
A21	-9,968642	-56,438424	16	76	10,47	0,5	5,43	6	8,32
A22	-9,965562	-56,447263	13	46	8,18	0,51	2,71	4	5,43
A23	-9,781029	-55,92409	13	71	8,45	0,52	2,84	6	5,76
A24	-9,787842	-55,926447	21	93	10,46	0,43	2,66	13	5,72
<b>Máximo valor</b>			21	154	12,6	0,6	5,4	13	8,3
<b>Mínimo valor</b>			8	22	2,8	0,2	1,3	2	1,6
<b>Desvio Padrão</b>			3,6	34,6	2,5	0,1	1	3	1,9

As relações observadas entre as dimensões de diversidade, índices de comunidade e métricas da paisagem, dentro das hipóteses concorrentes testadas são variadas e dependentes de escala (Tabela 3-4). Entretanto apenas abundância, e as dimensões taxonômica e filogenética apresentaram alguma influência da paisagem. Tanto a diversidade taxonômica, quanto a filogenética respondem positivamente à área de floresta, mas apenas na escala local (1 km). A variável abundância total apresentou respostas em todas as escalas e muito diferenciadas. Os dados completos da seleção de modelos em cada escala estão no Material Suplementar, nas tabelas S 8 (escala 1 km), S 9 (escala 2 km), S 10 (escala 3 km), S 11 (escala 4 km) e S 12 (escala 5 km). Além

disso, no Material Suplementar também consta tabela com todas as métricas de paisagem em cinco escalas para 24 sítios de uma área fragmentada no sul da Amazônia (S 13).

Tabela 3-4. Modelos selecionados (em negrito) nas 5 escalas de análise, para cada uma das métricas de diversidade de morcegos em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia, região de Alta Floresta, MT, Brasil, entre 2013 e 2014.

Índices de Diversidade	1 km			2 km			3 km			4 km			5 km		
	mod	DeltaAICc/AICcWt	Sinal	mod	DeltaAICc/AICcWt	Sinal	mod	DeltaAICc/AICcWt	Sinal	mod	DeltaAICc/AICcWt	Sinal	mod	DeltaAICc/AICcWt	Sinal
Riqueza	Nulo	0/0,47	NA	Nulo	0/0,39	NA	Nulo	0/0,47	NA	Nulo	0/0,47	NA	Nulo	0/0,49	NA
Abundância	5	0/0,62	Caf(-), MPSf(-), NumPf(-)	3	0/0,88	Caf(-), MPSf(-), NumPf, MPIf(-), MSif	9	0/1	Cam, Cau(-), MPId(-), MPIu, MPIm (-)	15	0/0,53	Psizc, Caf(-), MPSf(-), NumPf, MPIf(-), MSif, MNNf(-), Cam, Cau(-), MPId(-), MPIu, MPIm(-), SDI	7	0/0,83	Caf(-), MPIf, MSif, MNNf(-)
Diversidade Taxonômica	2	0/0,69	Caf(+)	Nulo	0,08/0,2	NA	Nulo	0,08/0,31	NA	Nulo	0,38/0,3	NA	Nulo	0,73/0,27	NA
Diversidade Filogenética 1	2	0/0,52	Caf(+)	Nulo	0/0,39	NA	Nulo	0/0,52	NA	Nulo	0/0,55	NA	Nulo	0/0,45	NA
Diversidade Filogenética 2	Nulo	0/0,54	NA	Nulo	0,04/0,26	NA	Nulo	Erro!!	NA	Nulo	0/0,3	NA	Nulo	1,02/0,23	NA
Equitabilidade	Nulo	1,11/0,36	NA	Nulo	0/0,87	NA	Nulo	0/0,85	NA	Nulo	0/0,79	NA	Nulo	0/0,7	NA
Dominância	Nulo	0,03/0,37	NA	Nulo	0,29/0,28	NA	Nulo	0/0,32	NA	Nulo	0/0,41	NA	Nulo	0/0,31	NA
Raridade	Nulo	0/0,42	NA	Nulo	0/0,3	NA	Nulo	0/0,37	NA	Nulo	0/0,42	NA	Nulo	0/0,43	NA

**Modelos:** 1. Tamanho Fragmento; 2. Área Floresta; 3. Composição e Configuração (com área floresta); 4. Composição e Configuração (sem área floresta); 5. Composição (com área floresta); 6. Composição (sem área de floresta); 7. Configuração(c/ área floresta); 8. Configuração(s/ área floresta); 9. Composição+Configuração; 10. Composição Matriz; 11. Configuração Matriz; 12. Áreas classes+Índice; 13. Áreas classes; 14. Índice de Divers.; 15. Global; 16. Nulo/ Variáveis de Paisagem: Tamanho do Fragmento (Psize), Área de Floresta (Caf), Número de Fragmentos (NumPf), Tamanho Médio dos Fragmentos (MPSf), Índice de Forma dos Fragmentos (MSif), Índice de proximidade de área floresta (MPIf), Distância Média do fragmento mais próximo (MNNf), Área de matriz (Cam), Área de vegetação em rebrota/ arbustiva (Cau), Índice de proximidade de área de matriz (MPIm), Índice de proximidade de área de vegetação em rebrota/ arbustiva (MPIu), Índice de proximidade de área alterada (MPId), e Índice de Diversidade de Shannon para paisagem (SDI). Diversidade Filogenética 1 (ponderada pela abundância), 2 (não ponderada pela abundância)

Em uma visão mais metodológica, focada em quais métricas de ecologia de paisagens seriam mais importantes para a conservação dos morcegos em uma área, foi feita uma exposição gráfica de como e quais variáveis afetam o número total de morcegos (abundância total, única variável associada a diferentes características da paisagem em diferentes escalas). Assim como foi visto no capítulo anterior, nota-se que a área total de habitat (floresta) é a que tem mais impacto sobre a abundância total, seguida de outras medidas de habitat (proximidade, número, tamanho e forma dos fragmentos), mas nem sempre com relações positivas. Contra intuitivamente, a quantidade de morcegos está positivamente associada à matriz e vegetação arbustiva e negativamente associada à quantidade de habitat florestal. A diversidade de paisagem, forma e tamanho dos fragmentos tiveram de forma geral, influência positiva sobre esses morcegos, como foi visto no capítulo anterior (Figura 3-2).

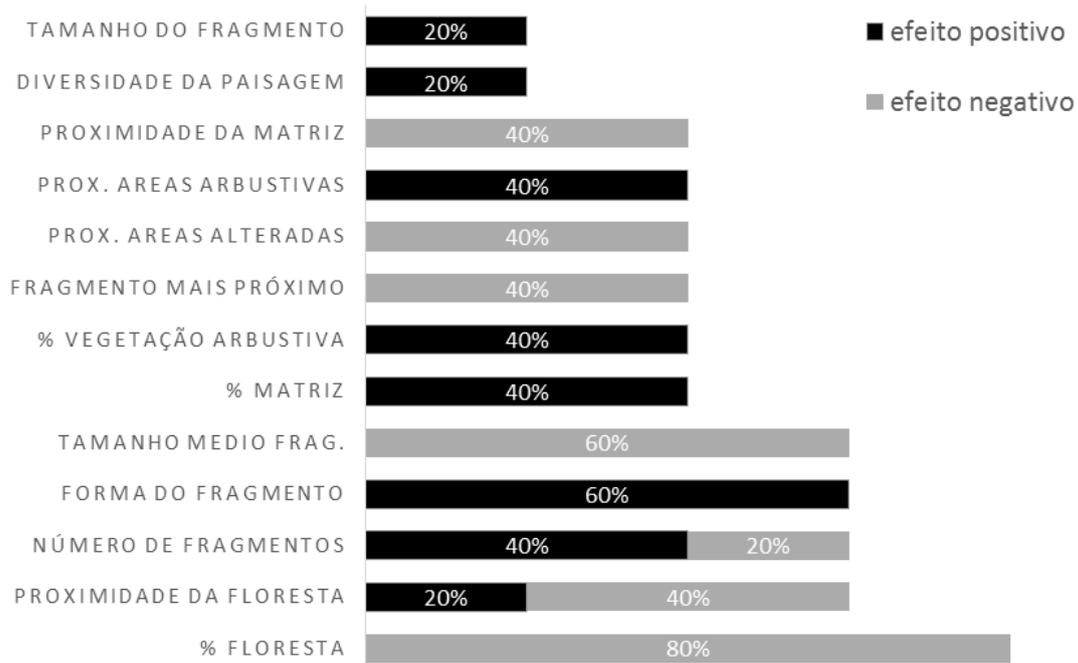


Figura 3-2. Frequência e sinal do efeito de cada variável de paisagem sobre a abundância total de morcegos em cada comunidade analisada na região de Alta Floresta, MT, Brasil, entre 2013 e 2014.

### 3.4. Discussão

Apenas a abundância, e as dimensões taxonômica e filogenética apresentaram alguma influência da paisagem. As dimensões de diversidade e abundância total apresentaram relações variadas com as métricas da paisagem e dependente de escalas. Diversidade taxonômica e filogenética respondem positivamente à área de floresta em escala local. A variável abundância total apresentou respostas em todas as escalas e muito diferenciadas, o que demonstra as formas complexas em que perturbação antrópica pode afetar os morcegos de forma geral.

As relações negativas da abundância total de morcegos com o habitat florestal, obtidas em quase todas as escalas, apresentam forte influência do comportamento de espécies predominantes como *Carollia perspicillata* e *Artibeus planirostris* (frugívoro generalista). Mas deve-se ressaltar que mesmo frugívoros generalistas que são associados com frequência aos ambientes alterados com pouca cobertura florestal, necessitam de baixos índices de isolamento (relação negativa com MPIf em algumas escalas).

As relações, de certa forma antagônicas, do número total de morcegos com a paisagem são reflexo das diferentes respostas encontradas para cada espécie em cada escala. Como foi visto no capítulo anterior, os grandes frugívoros mais comuns (*A. lituratus* e *A. planirostris*), são mais abundantes em paisagens mais heterogêneas (em todas as escalas). O outro grande frugívoro, *A. obscurus* está associado à cobertura florestal desde a primeira escala. *Glossophaga soricina* (nectarívoro) prefere paisagens mais heterogêneas, com menor quantidade de matriz (pasto) e reduzido isolamento das manchas de floresta. *Lophostoma silvicola* (insetívoro) está associado à matriz e vegetação arbustiva em grandes escalas. Desta forma, se alguns morcegos são sensíveis ao desmatamento e outros não, e as repostas à alteração do habitat variam muito entre as espécies e com a escala espacial, a abundância total não é a melhor medida para avaliar o que garante a persistência deste grupo focal em uma paisagem.

As dimensões taxonômica e filogenética da diversidade de morcegos respondem positivamente à quantidade de habitat, uma característica clássica da composição da paisagem. A dimensão taxonômica está em concordância com outro estudo neotropical recente na Costa Rica, que indica que a variação na diversidade taxonômica foi melhor explicada por características de composição da paisagem (Cisneros et al. 2015). Entretanto, para estes autores a variação na diversidade filogenética foi melhor

explicada por uma combinação das características de composição e configuração, o que não foi observado no presente estudo, no qual a diversidade filogenética responde apenas a uma característica de composição do habitat, floresta de terra-firme.

As relações entre diversidade de morcegos e a paisagem, observadas em outras localidades neotropicais, são variadas (Gorresen & Willig 2004, Paraguai, Meyer & Kalko 2008a, Panamá, Klingbeil & Willig 2009, 2010, Peru, Avila-Cabadilla et al. 2012, México, Cisneros et al. 2015, Costa Rica). De forma geral, foram encontradas associações positivas entre cobertura florestal e aspectos da diversidade taxonômica, mas as relações entre esta dimensão da diversidade e as métricas de configuração da paisagem (distância entre fragmentos, por exemplo) são muitas vezes contraditórias. Outros estudos sugerem que estes resultados contrastantes podem emergir de diferenças nas variações da permeabilidade e utilidade da matriz para morcegos (Harvey et al. 2006, Harvey & Villalobos 2007), na abrangência da alteração da paisagem (Pardini et al. 2010), ou em diferenças no *pool* de espécies regionais (Cisneros et al. 2015).

Modelos propostos por Pardini et al. (2010) consideram que o risco de extinção local é definido pelo tamanho do fragmento, as taxas de imigração pela cobertura vegetal na paisagem, e a recuperação de perdas de espécies locais depende do *pool* de espécies da paisagem. Estes autores encontraram que os efeitos do tamanho do fragmento são evidentes apenas em paisagens com níveis intermediários de cobertura florestal, que mantém alta diversidade da paisagem, e nestes casos, as chances de elevar a biodiversidade através da gestão e manejos locais são maiores. Altos níveis de desmatamento podem direcionar a biota nativa para uma cascata de extinções, resultando em danos de larga escala, com perda de animais especialistas em florestas, de resiliência ecológica e da eficácia das gestões locais (Pardini et al. 2010).

Os efeitos da configuração da paisagem sobre a diversidade taxonômica de morcegos são muito mais complexos e inconstantes, apresentando relações em áreas com menor nível de alteração antrópica (Klingbeil & Willig 2009, 2010), com níveis intermediários (Cisneros et al. 2015) ou com níveis maiores de alterações (Meyer & Kalko 2008a). No presente estudo, numa área que tem níveis intermediários de fragmentação não se observou nenhuma relação da diversidade taxonômica de morcegos com atributos de configuração de paisagem. Assim, nota-se que em alguns casos, a quantidade de paisagem modificada pode não explicar as variações nas

respostas da diversidade em relação a paisagem, mas deve-se levar em consideração a interferência do tipo de matriz de cada estudo, que pode ser água, pasto e diferentes tipos de agricultura. Cisneros et al. (2015) indicam a necessidade de avaliação explícita da influência da matriz na diversidade taxonômica para elucidar esta relação com a paisagem em estudos futuros. Neste ponto, ressalta-se que devem ser avaliados e comparados diversos tipos de matriz e seus efeitos não só sobre os animais, mas também sobre a qualidade dos fragmentos florestais e sua estrutura (analisada no capítulo 1).

Refletindo sobre relações encontradas entre paisagem e a biota, e o atual cenário de alterações da configuração da superfície terrestre (77% modificado pelo homem), com 40% transformado em agropecuária e, 37% em ilhas de habitats naturais imersas em áreas alteradas (Ellis et al. 2010), sabe-se que a conservação da biodiversidade depende diretamente de reservas em áreas privadas e do controle dos níveis de alteração da paisagem no entorno. Assim, a manutenção de altas diversidades taxonômica e filogenética de prestadores de serviços ecossistêmicos como os morcegos, depende da conservação do habitat natural, com quantidades intermediárias a altas deste habitat. E por fim, o estudo reforça a ideia clássica da biologia da conservação, sobre a relação espécie-área, indicando que a quantidade de habitat é um determinante da diversidade taxonômica e filogenética de morcegos em áreas fragmentadas da Amazônia

### **3.5. Referências**

- AGUIRRE, L., HERREL, A., VAN DAMME, R. & MATTHYSEN, E. 2003. The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology*. 17 (2): 201-212.
- ANDERSON, D.R. & BURNHAM, K.P. 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *The Journal of Wildlife Management*. 66 (3): 912-918.
- AVILA-CABADILLA, L.D., SANCHEZ-AZOFEIFA, G.A., STONER, K.E., ALVAREZ-AÑORVE, M.Y., QUESADA, M. & PORTILLO-QUINTERO, C.A.

2012. Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS One*. 7 (4): e35228.
- BENNETT, A.F., RADFORD, J.Q. & HASLEM, A. 2006. Properties of land mosaics: implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological conservation*. 133 (2): 250-264.
- BERGER, W.H. & PARKER, F.L. 1970. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments. *Science*. 168 (3937): 1345-1347.
- BOTTA-DUKÁT, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*. 16 (5): 533-540.
- CAMARGO, J.A. 1992. Can dominance influence stability in competitive interactions? *Oikos*. 64 (3): 605-609.
- CISNEROS, L.M., BURGIO, K.R., DREISS, L.M., KLINGBEIL, B.T., PATTERSON, B.D., PRESLEY, S.J. & WILLIG, M.R. 2014. Multiple dimensions of bat biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Journal of Animal Ecology*. 83 (5): 1124-1136.
- CISNEROS, L.M., FAGAN, M.E. & WILLIG, M.R. 2015. Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions*. 21 (5): 523-533.
- CLARKE, F., PIO, D. & RACEY, P. 2005. A comparison of logging systems and bat diversity in the Neotropics. *Conservation Biology*. 19 (4): 1194-1204.
- COOPER, J.K., LI, J. & MONTAGNES, D.J. 2012. Intermediate fragmentation per se provides stable predator-prey metapopulation dynamics. *Ecology Letters*. 15 (8): 856-863.
- COSSON, J.-F., PONS, J.-M. & MASSON, D. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. 15 (04): 515-534.
- CRAWLEY, M.J. 2007. *The R Book*. Wiley Publishing, Oxford.
- DÍAZ, M., AGUIRRE, L. & BARQUEZ, R. 2011. Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica. Key to the bats of south cone of South

- America (Argentina-Bolivia-Chile-Paraguay-Uruguay). Centro de Estudios de Biología Teórica y Aplicada, Cochabamba, Bolivia. 104.
- DIDHAM, R.K., KAPOS, V. & EWERS, R.M. 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*. 121 (2): 161-170.
- ELLIS, E.C., KLEIN GOLDEWIJK, K., SIEBERT, S., LIGHTMAN, D. & RAMANKUTTY, N. 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*. 19 (5): 589-606.
- ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological conservation*. 103 (2): 237-245.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. 34: 487-515.
- FAITH, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*. 61 (1): 1-10.
- FENTON, M., ACHARYA, L., AUDET, D., HICKEY, M., MERRIMAN, C., OBRIST, M., SYME, D. & ADKINS, B. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*. 24 (3): 440-446.
- GARDNER, A.L. 2007. *Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. University of Chicago Press, Chicago.
- GIANNINI, N.P. & KALKO, E.K. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*. 105 (2): 209-220.
- GIBSON, L., LEE, T.M., KOH, L.P., BROOK, B.W., GARDNER, T.A., BARLOW, J., PERES, C.A., BRADSHAW, C.J., LAURANCE, W.F. & LOVEJOY, T.E. 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*. 478 (7369): 378-381.
- GORRESEN, P.M. & WILLIG, M.R. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*. 85 (4): 688-697.

- GORRESEN, P.M., WILLIG, M.R. & STRAUSS, R.E. 2005. MULTIVARIATE ANALYSIS OF SCALE-DEPENDENT ASSOCIATIONS BETWEEN BATS AND LANDSCAPE STRUCTURE. *Ecological Applications*. 15 (6): 2126-2136.
- HAILA, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*. 12 (2): 321-334.
- HANSEN, M.C., POTAPOV, P.V., MOORE, R., HANCHER, M., TURUBANOVA, S., TYUKAVINA, A., THAU, D., STEHMAN, S., GOETZ, S. & LOVELAND, T. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*. 342 (6160): 850-853.
- HARVEY, C.A., MEDINA, A., SÁNCHEZ, D.M., VÍLCHEZ, S., HERNÁNDEZ, B., SAENZ, J.C., MAES, J.M., CASANOVES, F. & SINCLAIR, F.L. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications*. 16 (5): 1986-1999.
- HARVEY, C.A. & VILLALOBOS, J.A.G. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation*. 16 (8): 2257-2292.
- HAUGAASEN, T. & PERES, C.A. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*. 21 (02): 133-145.
- JONES, G., JACOBS, D.S., KUNZ, T.H., WILLIG, M.R. & RACEY, P.A. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*. 8 (1-2): 93-115.
- JONES, K.E., BININDA-EMONDS, O.R. & GITTLEMAN, J.L. 2005. Bats, clocks, and rocks: diversification patterns in Chiroptera. *Evolution*. 59 (10): 2243-2255.
- JOST, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*. 113 (2): 363-375.
- KLINGBEIL, B.T. & WILLIG, M.R. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology*. 46 (1): 203-213.
- KLINGBEIL, B.T. & WILLIG, M.R. 2010. Seasonal differences in population-, ensemble- and community-level responses of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos*. 119 (10): 1654-1664.

- KUNZ, T.H., BRAUN DE TORREZ, E., BAUER, D., LOBOVA, T. & FLEMING, T.H. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1223 (1): 1-38.
- KUNZ, T.H. & FENTON, M.B. 2005. *Bat ecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- LAURANCE, W. & BIERREGAARD, R.O.J. 1997. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- LIM, B.K. & ENGSTROM, M.D. 2001. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in Iwokrama Forest, Guyana, and the Guianan subregion: implications for conservation. *Biodiversity & Conservation*. 10 (4): 613-657.
- LINDENMAYER, D., CUNNINGHAM, S. & YOUNG, A. 2012. *Land use intensification: Effects on agriculture, biodiversity and ecological processes*. CSIRO PUBLISHING.
- LINDENMAYER, D.B. & FISCHER, J. 2007. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology & Evolution*. 22 (3): 127-132.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*. 17 (4): 373-387.
- MCGARIGAL, K. & MARKS, B.J. 1995. *Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351. US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- MEDELLÍN, R.A., EQUIHUA, M. & AMIN, M.A. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*. 14 (6): 1666-1675.
- MEYER, C.F. & KALKO, E.K. 2008. Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*. 35 (9): 1711-1726.
- MICHALSKI, F., PERES, C.A. & LAKE, I.R. 2008. Deforestation dynamics in a fragmented region of southern Amazonia: evaluation and future scenarios. *Environmental Conservation*. 35 (02): 93-103.

- MORAN, P.A. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*. 37 (1/2): 17-23.
- PARDINI, R., DE ARRUDA BUENO, A., GARDNER, T.A., PRADO, P.I. & METZGER, J.P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One*. 5 (10): e13666.
- PIELOU, E.C. 1975. *Ecology diversity*. J. Wiley and Sons, New York.
- R Development Core Team. 2013. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <<http://www.r-project.org>>. Rahbek 2005
- ROBERTSON, O.J. & RADFORD, J.Q. 2009. Gap-crossing decisions of forest birds in a fragmented landscape. *Austral Ecology*. 34 (4): 435-446.
- SCHULZE, M.D., SEAVY, N.E. & WHITACRE, D.F. 2000. A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Neotropical Forest and in Forest Fragments of a Slash-and-Burn Farming Mosaic in Petén, Guatemala1. *Biotropica*. 32 (1): 174-184.
- STEVENS, R.D., COX, S.B., STRAUSS, R.E. & WILLIG, M.R. 2003. Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*. 6 (12): 1099-1108.
- STEVENS, R.D. & GAVILANEZ, M.M. 2015. Dimensionality of community structure: phylogenetic, morphological and functional perspectives along biodiversity and environmental gradients. *Ecography*. 38 (9): 861-875.
- STEVENS, R.D. & TELLO, J.S. 2014. On the measurement of dimensionality of biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*. 23 (10): 1115-1125.
- STONER, K.E. 2005. Phyllostomid Bat Community Structure and Abundance in Two Contrasting Tropical Dry Forests1. *Biotropica*. 37 (4): 591-599.
- STRAUBE, F.C. & BIANCONI, G.V. 2002. Sobre a grandeza ea unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical*. 8 (1-2): 150-152.

- TTSCHARNTKE, T., TYLIANAKIS, J.M., RAND, T.A., DIDHAM, R.K., FAHRIG, L.,  
BATARY, P., BENGTSSON, J., CLOUGH, Y., CRIST, T.O. & DORMANN,  
C.F. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight  
hypotheses. *Biological Reviews*. 87 (3): 661-685.
- VILLARD, M.-A. & HACHÉ, S. 2012. Conifer plantations consistently act as barriers  
to movement in a deciduous forest songbird: a translocation experiment.  
*Biological Conservation*. 155: 33-37.
- VILLARD, M.A. & METZGER, J.P. 2014. Review: Beyond the fragmentation debate:  
A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal  
of Applied Ecology*. 51 (2): 309-318.
- VOSS, R.S. & EMMONS, L.H. 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland  
rainforests: a preliminary assessment. *American Museum of Natural History*. 230:  
1-250.
- WILLIG, M.R., PRESLEY, S.J., OWEN, R.D. & LÓPEZ-GONZÁLEZ, C. 2000.  
Composition and structure of bat assemblages in Paraguay: a subtropical–  
temperate interface. *Journal of Mammalogy*. 81 (2): 386-401.

### 3.6. Material Suplementar

S 7. Lista de espécies de morcegos registrados em 24 sítios neotropicais (A1 – A24) de floresta Amazônica, no município de Alta Floresta - MT, entre 2013 e 2014. F representa a família: P = Phyllostomidae, V = Vespertilionidae, M = Molossidae, E = Emballonoridae, T = Thyropteridae.

#	Espécies	F	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	A14	A15	A16	A17	A18	A19	A20	A21	A22	A23	A24	
1	<i>Artibeus concolor</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
2	<i>Artibeus lituratus</i>	P	7	1	0	5	3	2	3	4	0	3	4	0	5	1	2	3	7	2	0	8	2	0	0	1	
3	<i>Artibeus obscurus</i>	P	5	0	6	12	0	1	3	15	1	2	0	0	1	3	1	3	0	0	5	1	4	1	0	0	
4	<i>Artibeus planirostris</i>	P	10	1	8	14	1	7	0	21	7	0	1	10	1	1	1	3	4	3	2	13	13	1	3	3	
5	<i>Dermanura anderseni</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	<i>Dermanura cinerea</i>	P	2	3	2	0	1	4	1	1	0	0	4	0	2	3	0	1	2	0	1	1	1	1	2	3	6
7	<i>Dermanura gnoma</i>	P	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
8	<i>Dermanura glauca</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
9	<i>Carollia brevicauda</i>	P	2	3	8	0	0	6	1	16	15	0	2	0	18	13	5	0	0	2	2	5	9	2	2	6	
10	<i>Carollia castanea</i>	P	1	0	0	0	0	2	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	
11	<i>Carollia perspicillata</i>	P	35	27	16	23	9	65	17	35	14	20	21	13	101	119	13	31	19	8	12	25	14	17	25	35	
12	<i>Chiroderma trinitatum</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	
13	<i>Choeroniscus minor</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
14	<i>Desmodus rotundus</i>	P	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	3	0	1	4	0	0	0	1	
15	<i>Glossophaga soricina</i>	P	0	1	6	1	0	0	0	1	1	3	3	0	4	1	0	1	1	0	0	1	1	0	10	2	
16	<i>Lamproncyteris brachyotis</i>	P	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	4	0	2	0	0	0	1	0	0	0	
17	<i>Lichonycteris obscura</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
18	<i>Lonchophylla thomasi</i>	P	3	2	7	2	0	0	0	1	0	2	0	0	2	1	0	4	3	3	0	2	3	2	0	3	
19	<i>Lophostoma brasiliense</i>	P	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	
20	<i>Lophostoma carrikeri</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
21	<i>Lophostoma silvicolum</i>	P	4	1	0	3	1	1	0	0	2	2	2	8	2	2	5	1	2	0	1	0	2	2	2	0	
22	<i>Mesophylla macconnelli</i>	P	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	10	
23	<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
24	<i>Micronycteris microtis</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
25	<i>Micronycteris minuta</i>	P	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
26	<i>Mimon crenulatum</i>	P	4	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	4	4	0	
27	<i>Phyloderma stenops</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
28	<i>Phyllostomus elongatus</i>	P	3	0	1	4	3	2	2	1	2	0	1	2	6	1	0	0	2	1	4	0	4	1	4	3	
29	<i>Phyllostomus hastatus</i>	P	1	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
30	<i>Platyrrhinus brachycephallus</i>	P	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
31	<i>Platyrrhinus incarum</i>	P	0	1	0	2	0	4	2	1	1	1	4	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	5	0	3	
32	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
33	<i>Rhinophylla fischeriae</i>	P	0	1	0	0	0	0	5	1	0	0	6	0	0	1	4	2	1	0	0	0	0	0	4	1	
34	<i>Rhinophylla pumilio</i>	P	16	5	4	8	2	2	0	1	1	2	3	0	1	1	9	14	10	9	6	5	12	6	7	7	
35	<i>Sturnira tildae</i>	P	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	
36	<i>Tonatia saurophila</i>	P	2	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	4	7	0	0	0	
37	<i>Trachops cirrhosus</i>	P	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	0	0	0	2	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	
38	<i>Trinycteris nicefori</i>	P	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	
39	<i>Uroderma bilobatum</i>	P	1	0	2	6	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	5	0	0	0	1	1	5	3	
40	<i>Uroderma magnirostrum</i>	P	0	1	1	0	0	0	0	0	2	3	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	
41	<i>Vampyressa pusilla</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
42	<i>Vampyrodes caraccioli</i>	P	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
43	<i>Vampyrum spectrum</i>	P	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
44	<i>Eptesicus chiroquinus</i>	V	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
45	<i>Myotis nigricans</i>	V	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
46	<i>Myotis riparius</i>	V	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
47	<i>Pteronotus parnellii</i>	M	2	1	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
48	<i>Cormura brevirostris</i>	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
49	<i>Saccopteryx canescens</i>	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
50	<i>Saccopteryx leptura</i>	E	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
51	<i>Thyroptera tricolor</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	
<b>Abundância</b>			103	50	64	97	23	100	39	106	57	43	59	39	157	154	51	67	71	32	36	73	77	46	71	94	
<b>Riqueza</b>			21	15	14	22	10	15	11	17	17	12	17	9	23	18	15	13	20	11	11	15	17	13	13	22	

S 8. Modelos selecionados na escala de 1 km (em negrito), para cada uma das 8 métricas de diversidade de morcegos registrados em 24 comunidades de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia, na região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014. Mod (modelo), K (número de parâmetros), AICc (Valor de AIC corrigido para amostras pequenas), AICcWt (peso de AIC para cada variável), Cum.Wt (Peso cumulativo de AIC), LL (Log-Verossimilhança).

Métrica de Diversidade	mod	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL	Sinal dos Coeficientes
Riqueza	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>136,13</b>	<b>0</b>	<b>0,47</b>	<b>0,47</b>	<b>-64,47</b>	<b>NA</b>
	2	4	138,92	2,78	0,12	0,58	-64,41	
Abundância	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>316,26</b>	<b>0</b>	<b>0,62</b>	<b>0,62</b>	<b>-149,66</b>	<b>Caf(-), MPSf(-), NumPf(-)</b>
	<b>13</b>	<b>6</b>	<b>317,6</b>	<b>1,34</b>	<b>0,31</b>	<b>0,93</b>	<b>-150,33</b>	<b>Caf (-), Cam(+), Cau(-)</b>
	12	7	320,92	4,67	0,06	0,99	-149,96	
	16	3	346,46	30,21	0	1	-169,63	
Diversidade Taxonomica	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>115,19</b>	<b>0</b>	<b>0,69</b>	<b>0,69</b>	<b>-50,93</b>	<b>Caf(+)</b>
	16	4	119,13	3,94	0,1	0,78	-54,51	
Equitabilidade	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>-39,63</b>	<b>0</b>	<b>0,63</b>	<b>0,63</b>	<b>26,48</b>	<b>NA</b>
	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>-38,52</b>	<b>1,11</b>	<b>0,36</b>	<b>0,99</b>	<b>24,31</b>	<b>NA</b>
Dominância	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>65,33</b>	<b>0</b>	<b>0,38</b>	<b>0,38</b>	<b>-26</b>	<b>NA</b>
	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>65,36</b>	<b>0,03</b>	<b>0,37</b>	<b>0,75</b>	<b>-27,63</b>	<b>NA</b>
Raridade	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>124,75</b>	<b>0</b>	<b>0,42</b>	<b>0,42</b>	<b>-58,78</b>	<b>NA</b>
	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>127,06</b>	<b>2,31</b>	<b>0,13</b>	<b>0,55</b>	<b>-55,06</b>	<b>NA</b>
Diversidade Filogenética (ponderada pela abund.)	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>97,23</b>	<b>0</b>	<b>0,52</b>	<b>0,52</b>	<b>-41,95</b>	<b>Caf (+)</b>
	16	4	99,38	2,15	0,18	0,7	-44,64	NA
Diversidade Filogenética	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>25,26</b>	<b>0</b>	<b>0,54</b>	<b>0,54</b>	<b>-7,57</b>	
	2	5	28,21	2,95	0,12	0,67	-7,44	NA

m1)Y~Psize; m2)Y~Caf; m3)Y~Caf+MPSf+NumPf+MPIf +MSif+MNnf; m4)Y~MPSf+NumPf+MPIf +MSif+MNnf;  
m5)Y~Caf+MPSf+NumPf; m6)Y~MPSf+NumPf; m7)Y~Caf+ MPIf +MSif+MNnf; m8)Y~MPIf +MSif+MNnf;  
m9)Y~Cam+Cau+MPId+MPIu+MPIm; m10)Y~Cam+Cau; m11)Y~MPId+MPIu+MPIm; m12)Y~Caf+Cam+Cau+SDI;  
m13)Y~Caf+Cam+Cau; m14)Y~SDI; m15)Y~Psize+Caf+ MPSf+NumPf+MPIf ; m16) Y~1

S 9. Modelos selecionados na escala de 2 km (em negrito), para cada uma das 8 métricas de diversidade de morcegos em 24 comunidades de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia, na região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014. Mod (modelo), K (número de parâmetros), AICc (Valor de AIC corrigido para amostras pequenas), AICcWt (peso de AIC para cada variável), Cum.Wt (Peso cumulativo de AIC), LL (Log-Verossimilhança).

Métrica de Diversidade	mod	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum,Wt	LL	Sinal dos Coeficientes
Riqueza	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>136,13</b>	<b>0</b>	<b>0,39</b>	<b>0,39</b>	<b>-64,47</b>	<b>NA</b>
	2	4	138,15	2,01	0,14	0,53	-64,02	
Abundância	<b>3</b>	<b>9</b>	<b>266,85</b>	<b>0</b>	<b>0,88</b>	<b>0,88</b>	<b>-117,99</b>	<b>Caf(-), MPSf(-), NumPf(-), MPIf (-), MSif (+), MNNf(+)</b>
	4	8	270,87	4,02	0,12	1	-122,63	
	16	3	346,46	79,62	0	1	-169,63	
Diversidade Taxonomica	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>119,05</b>	<b>0</b>	<b>0,21</b>	<b>0,21</b>	<b>-52,86</b>	<b>NA</b>
	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>119,13</b>	<b>0,08</b>	<b>0,2</b>	<b>0,41</b>	<b>-54,51</b>	<b>NA</b>
Equitabilidade	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>-38,52</b>	<b>0</b>	<b>0,87</b>	<b>0,87</b>	<b>24,31</b>	<b>NA</b>
	2	5	-34,3	4,22	0,1	0,97	23,82	NA
Dominância	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>65,07</b>	<b>0</b>	<b>0,32</b>	<b>0,32</b>	<b>-25,87</b>	<b>NA</b>
	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>65,36</b>	<b>0,29</b>	<b>0,28</b>	<b>0,59</b>	<b>-27,63</b>	<b>NA</b>
Raridade	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>124,75</b>	<b>0</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>-58,78</b>	<b>NA</b>
	<b>14</b>	<b>4</b>	<b>125,17</b>	<b>0,42</b>	<b>0,24</b>	<b>0,54</b>	<b>-57,53</b>	<b>NA</b>
Diversidade Filogenética (ponderada pela abund,)	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>105,69</b>	<b>0</b>	<b>0,39</b>	<b>0,39</b>	<b>-47,79</b>	<b>NA</b>
	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>107,33</b>	<b>1,64</b>	<b>0,17</b>	<b>0,56</b>	<b>-47</b>	<b>NA</b>
Diversidade Filogenética	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>25,5</b>	<b>0</b>	<b>0,26</b>	<b>0,26</b>	<b>-6,09</b>	<b>NA</b>
	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>25,54</b>	<b>0,04</b>	<b>0,26</b>	<b>0,52</b>	<b>-7,72</b>	<b>NA</b>

m1)Y~Psize; m2)Y~Caf; m3)Y~Caf+MPSf+NumPf+MPIf +MSif+MNNf; m4)Y~MPSf+NumPf+MPIf +MSif+MNNf; m5)Y~Caf+MPSf+NumPf; m6)Y~MPSf+NumPf; m7)Y~Caf+ MPIf +MSif+MNNf; m8)Y~MPIf +MSif+MNNf; m9)Y~Cam+Cau+MPId+MPIu+MPIIm; m10)Y~Cam+Cau; m11)Y~MPId+MPIu+MPIIm; m12)Y~Caf+Cam+Cau+SDI; m13)Y~Caf+Cam+Cau; m14)Y~SDI; m15)Y~Psize+Caf+ MPSf+NumPf+MPIf ; m16) Y~1

S 10. Modelos selecionados na escala de 3 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia, na região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014. Mod (modelo), K (número de parâmetros), AICc (Valor de AIC corrigido para amostras pequenas), AICcWt (peso de AIC para cada variável), Cum.Wt (Peso cumulativo de AIC), LL (Log-Verossimilhança).

Métrica de Diversidade	mod	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum,Wt	LL	Sinal dos Coeficientes
Riqueza	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>136,13</b>	<b>0</b>	<b>0,47</b>	<b>0,47</b>	<b>-64,47</b>	<b>NA</b>
	2	4	138,34	2,2	0,16	0,63	-64,12	
Abundância	<b>9</b>	<b>8</b>	<b>275,7</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>-125,05</b>	<b>Cam (+), Cau (-), MPId (-), MPIu (+), MPIIm (-)</b>
	5	6	311,91	36,21	0	1	-147,49	
	16	3	346,46	70,76	0	1	-169,63	
Diversidade Taxonomica	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>119,05</b>	<b>0</b>	<b>0,32</b>	<b>0,32</b>	<b>-52,86</b>	<b>NA</b>
	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>119,13</b>	<b>0,08</b>	<b>0,31</b>	<b>0,63</b>	<b>-54,51</b>	<b>NA</b>
Equitabilidade	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>-38,52</b>	<b>0</b>	<b>0,85</b>	<b>0,85</b>	<b>24,31</b>	<b>NA</b>
	2	5	-34,85	3,67	0,14	0,98	24,09	
Dominância	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>65,36</b>	<b>0</b>	<b>0,32</b>	<b>0,32</b>	<b>-27,63</b>	<b>NA</b>
	<b>11</b>	<b>7</b>	<b>66,84</b>	<b>1,48</b>	<b>0,15</b>	<b>0,47</b>	<b>-22,92</b>	<b>NA</b>
Raridade	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>124,75</b>	<b>0</b>	<b>0,37</b>	<b>0,37</b>	<b>-58,78</b>	<b>NA</b>
	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>126,33</b>	<b>1,58</b>	<b>0,17</b>	<b>0,54</b>	<b>-56,5</b>	<b>NA</b>
Diversidade Filogenética (ponderada pela abund,)	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>99,38</b>	<b>0</b>	<b>0,52</b>	<b>0,52</b>	<b>-44,64</b>	<b>NA</b>
	1	5	102,5	3,12	0,11	0,63	-44,58	NA

m1)Y~Psize; m2)Y~Caf; m3)Y~Caf+MPSf+NumPf+MPIf +MSif+MNNf; m4)Y~MPSf+NumPf+MPIf +MSif+MNNf;  
m5)Y~Caf+MPSf+NumPf; m6)Y~MPSf+NumPf; m7)Y~Caf+ MPIf +MSif+MNNf; m8)Y~MPIf +MSif+MNNf;  
m9)Y~Cam+Cau+MPId+MPIu+MPIIm; m10)Y~Cam+Cau; m11)Y~MPId+MPIu+MPIIm; m12)Y~Caf+Cam+Cau+SDI;  
m13)Y~Caf+Cam+Cau; m14)Y~SDI; m15)Y~Psize+Caf+ MPSf+NumPf+MPIf ; m16) Y~1

S 11. Modelos selecionados na escala de 4 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia, na região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014. Mod (modelo), K (número de parâmetros), AICc (Valor de AIC corrigido para amostras pequenas), AICcWt (peso de AIC para cada variável), Cum.Wt (Peso cumulativo de AIC), LL (Log-Verossimilhança).

Métrica de Diversidade	mod	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum,Wt	LL	Sinal dos Coeficientes
Riqueza	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>136,13</b>	<b>0</b>	<b>0,47</b>	<b>0,47</b>	<b>-64,47</b>	<b>NA</b>
	2	4	138,5	2,37	0,14	0,62	-64,2	
Abundância	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>319,18</b>	<b>0</b>	<b>0,53</b>	<b>0,53</b>	<b>-104,73</b>	<b>Psize,Caf(-), MPSf(-), NumPf, MPIf(-), MSIf, MNnf(-), Cam, Cau(-), MPId, MPIu, MPIm(-), SDI</b>
	<b>12</b>	<b>7</b>	<b>320,53</b>	<b>1,35</b>	<b>0,27</b>	<b>0,79</b>	<b>-149,76</b>	<b>Caf (-), Cam, Cau, SDI</b>
	16	3	346,46	27,28	0	1	-169,63	
Diversidade Taxonomica	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>118,75</b>	<b>0</b>	<b>0,36</b>	<b>0,36</b>	<b>-52,71</b>	<b>NA</b>
	16	4	119,13	0,38	0,3	0,66	-54,51	
Equitabilidade	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>-38,52</b>	<b>0</b>	<b>0,79</b>	<b>0,79</b>	<b>24,31</b>	<b>NA</b>
	2	5	-35,75	2,78	0,2	0,98	24,54	
Dominância	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>65,36</b>	<b>0</b>	<b>0,41</b>	<b>0,41</b>	<b>-27,63</b>	<b>NA</b>
	<b>10</b>	<b>6</b>	<b>67,36</b>	<b>1,99</b>	<b>0,15</b>	<b>0,56</b>	<b>-25,21</b>	
Raridade	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>124,75</b>	<b>0</b>	<b>0,42</b>	<b>0,42</b>	<b>-58,78</b>	<b>NA</b>
	<b>14</b>	<b>4</b>	<b>126,48</b>	<b>1,73</b>	<b>0,18</b>	<b>0,59</b>	<b>-58,19</b>	
Diversidade Filogenética (ponderada pela abund,)	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>99,38</b>	<b>0</b>	<b>0,55</b>	<b>0,55</b>	<b>-44,64</b>	<b>NA</b>
	14	5	102,24	2,86	0,13	0,68	-44,45	
Diversidade Filogenética	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>25,26</b>	<b>0</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>-7,57</b>	<b>NA</b>
	<b>14</b>	<b>5</b>	<b>25,42</b>	<b>0,16</b>	<b>0,27</b>	<b>0,57</b>	<b>-6,04</b>	

m1)Y~Psize; m2)Y~Caf; m3)Y~Caf+MPSf+NumPf+MPIf +MSIf+MNnf; m4)Y~MPSf+NumPf+MPIf +MSIf+MNnf;  
m5)Y~Caf+MPSf+NumPf; m6)Y~MPSf+NumPf; m7)Y~Caf+ MPIf +MSIf+MNnf; m8)Y~MPIf +MSIf+MNnf;  
m9)Y~Cam+Cau+MPId+MPIu+MPIm; m10)Y~Cam+Cau; m11)Y~MPId+MPIu+MPIm; m12)Y~Caf+Cam+Cau+SDI;  
m13)Y~Caf+Cam+Cau; m14)Y~SDI; m15)Y~Psize+Caf+ MPSf+NumPf+MPIf ; m16) Y~1

S 12. Modelos selecionados na escala de 5 km (em negrito), para cada uma das 14 espécies de morcegos mais abundantes em 24 sítios de uma paisagem fragmentada ao sul da Amazônia, na região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014. Mod (modelo), K (número de parâmetros), AICc (Valor de AIC corrigido para amostras pequenas), AICcWt (peso de AIC para cada variável), Cum.Wt (Peso cumulativo de AIC), LL (Log-Verossimilhança).

Métrica de Diversidade	mod	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum,Wt	LL	Sinal dos Coeficientes
Riqueza	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>136,13</b>	<b>0</b>	<b>0,49</b>	<b>0,49</b>	<b>-64,47</b>	<b>NA</b>
	2	4	138,71	2,58	0,14	0,63	-64,3	
Abundância	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>298,32</b>	<b>0</b>	<b>0,83</b>	<b>0,83</b>	<b>-138,66</b>	<b>Caf(-), MPIf, MSif, MNNf (-)</b>
	3	9	302,13	3,82	0,12	0,95	-135,64	
	16	3	346,46	48,15	0	1	-169,63	
Diversidade Taxonomica	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>118,4</b>	<b>0</b>	<b>0,38</b>	<b>0,38</b>	<b>-52,53</b>	<b>NA</b>
	16	4	119,13	0,73	0,27	0,65	-54,51	
Equitabilidade	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>-38,52</b>	<b>0</b>	<b>0,7</b>	<b>0,7</b>	<b>24,31</b>	<b>NA</b>
	2	5	-36,7	1,82	0,28	0,99	25,02	
Dominância	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>65,36</b>	<b>0</b>	<b>0,31</b>	<b>0,31</b>	<b>-27,63</b>	<b>NA</b>
	10	6	66,66	1,29	0,17	0,48	-24,86	
Raridade	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>124,75</b>	<b>0</b>	<b>0,43</b>	<b>0,43</b>	<b>-58,78</b>	<b>NA</b>
	14	4	126,64	1,88	0,17	0,6	-58,26	
Diversidade Filogenética (ponderada pela abund,)	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>99,38</b>	<b>0</b>	<b>0,45</b>	<b>0,45</b>	<b>-44,64</b>	<b>NA</b>
	2	5	101,81	2,43	0,13	0,58	-44,24	
Diversidade Filogenética	<b>11</b>	<b>7</b>	<b>24,23</b>	<b>0</b>	<b>0,39</b>	<b>0,39</b>	<b>-1,62</b>	<b>NA</b>
	16	4	25,26	1,02	0,23	0,62	-7,57	

m1)Y~Psize; m2)Y~Caf; m3)Y~Caf+MPSf+NumPf+MPIf +MSif+MNNf; m4)Y~MPSf+NumPf+MPIf +MSif+MNNf;  
m5)Y~Caf+MPSf+NumPf; m6)Y~MPSf+NumPf; m7)Y~Caf+ MPIf +MSif+MNNf; m8)Y~MPIf +MSif+MNNf;  
m9)Y~Cam+Cau+MPId+MPIu+MPIIm; m10)Y~Cam+Cau; m11)Y~MPId+MPIu+MPIIm; m12)Y~Caf+Cam+Cau+SDI;  
m13)Y~Caf+Cam+Cau; m14)Y~SDI; m15)Y~Psize+Caf+ MPSf+NumPf+MPIf ; m16) Y~1

S 13. Métricas de paisagem em cinco escalas para 24 sítios de uma área fragmentada no sul da Amazônia (região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014), já escalonadas por escore de Z e sob tratamento de resíduos que tira influência de área de floresta (Caf) sobre as outras métricas.

Sítio	Scale	Caf	NumPf	MPSf	MSif	MPIf	MNNf	Cam	Cau	Cad	MPIIm	MPIu	MPIId	SDI
A1	1 km	0.567	-0.272	-0.685	0.131	-0.233	0.118	0.294	-0.161	-0.248	-0.383	-0.242	-0.301	0.691
	2 km	0.448	2.766	-1.149	-0.945	1.560	-0.886	0.132	0.132	-0.036	-0.875	-0.676	0.612	0.902
	3 km	0.498	2.004	-1.480	-0.802	2.296	-1.023	0.973	-0.950	-0.828	-0.635	-0.767	-0.191	0.829
	4 km	0.567	2.261	-1.357	-1.485	1.823	-0.663	0.966	-0.762	-0.737	-0.405	-0.689	-0.227	0.847
	5 km	0.590	2.515	-1.511	-1.731	1.479	-1.082	1.267	-0.596	-0.977	-0.194	-0.625	-0.465	0.762
A10		0.464	-0.598	-0.270	-1.033	-0.166	-0.250	0.249	2.982	-0.680	-0.034	4.654	-0.569	0.922
	2 km	0.490	1.838	-1.171	-0.912	1.550	-0.638	-0.267	-0.267	0.343	-0.675	-0.627	1.188	1.107
	3 km	0.562	1.864	-1.744	-0.780	3.191	-0.852	0.285	-0.776	-0.180	-0.510	-0.598	0.298	1.024
	4 km	0.638	1.221	-1.372	-1.071	3.774	-1.062	0.733	-0.385	-0.601	-0.302	-0.329	-0.119	0.841
	5 km	0.626	1.619	-1.467	-1.749	2.542	-0.309	1.150	-0.490	-0.904	-0.369	-0.610	-0.328	0.826
A11		0.322	1.674	-0.402	0.914	0.169	-0.368	-1.181	-0.763	1.312	3.766	-0.288	1.876	0.739
	2 km	0.567	0.629	-1.031	-0.145	-0.479	-1.121	1.748	1.748	-1.702	0.861	-0.363	-1.253	0.568
	3 km	0.540	1.241	-1.448	-0.495	-1.215	-0.382	0.687	-0.485	-0.608	-0.011	-0.618	0.091	0.957
	4 km	0.546	2.205	-1.267	-1.500	-0.457	-0.314	0.936	-0.482	-0.770	-0.432	-0.428	-0.417	0.839
	5 km	0.526	1.908	-1.146	-1.586	-0.514	-0.744	1.433	-0.524	-1.156	-0.404	-0.343	-0.634	0.747
A12		0.193	-0.097	0.501	0.825	0.034	-0.751	0.977	-0.166	-0.977	-0.979	-0.202	-0.833	-1.568
	2 km	0.775	-0.031	-0.378	-0.514	1.104	-0.312	1.524	1.524	-1.527	0.034	-0.137	-0.877	-0.192
	3 km	0.600	1.082	-1.603	-0.740	-2.104	-0.872	0.832	-0.191	-0.786	-0.045	-0.201	-0.593	0.869
	4 km	0.577	1.200	-1.177	-1.337	-0.447	-0.742	0.858	-0.152	-0.768	-0.153	-0.006	-0.420	0.957
	5 km	0.522	1.569	-1.075	-1.745	-0.185	-0.281	1.343	-0.484	-1.086	-0.640	-0.375	-0.695	0.812
A13		0.267	1.499	-0.060	-0.725	-0.064	-0.728	-2.499	0.134	2.489	-0.752	-0.207	3.598	0.828
	2 km	0.335	-0.689	-0.024	-0.559	-0.527	-0.069	1.001	1.001	-0.899	-1.285	-0.755	-1.110	0.109
	3 km	0.244	-0.239	0.182	0.558	-0.315	-0.616	1.017	-1.266	-0.832	-1.406	-1.356	-1.098	-0.410
	4 km	0.227	-0.284	0.363	0.351	-0.113	0.486	-0.895	-0.650	0.975	-1.924	-0.156	2.040	-0.197
	5 km	0.239	-0.476	0.327	0.875	-0.191	0.856	-0.547	-0.449	0.662	-1.279	-0.155	1.851	-0.185
A14		0.374	-0.884	0.092	-0.095	-0.609	0.043	-0.637	-0.463	0.497	-0.127	-0.275	-0.406	0.798
	2 km	0.288	-0.732	0.052	0.118	-0.527	-0.945	1.082	1.082	-0.978	-0.317	-0.694	-1.034	-0.184
	3 km	0.243	-0.457	0.228	1.084	-0.342	-1.260	-1.442	-0.929	1.520	-2.368	-0.803	3.026	0.259
	4 km	0.207	-0.643	0.474	0.287	0.003	-0.641	-0.839	-0.850	0.966	-1.319	-0.567	2.358	-0.415
	5 km	0.181	-0.899	0.597	0.569	0.125	2.086	-0.200	-0.807	0.460	-1.608	-0.329	1.836	-1.086
A15		0.782	-0.270	1.030	-0.973	-0.936	0.375	-0.093	-0.308	0.139	-0.072	-0.213	0.314	-1.357
	2 km	0.345	-0.149	-0.262	-0.779	0.112	-0.707	-0.273	-0.273	0.146	-1.033	1.015	0.434	0.712
	3 km	0.216	0.093	0.253	0.469	0.205	0.941	-0.577	-0.325	0.603	-1.070	-0.532	-0.174	-0.158
	4 km	0.203	-0.053	0.445	1.716	0.031	0.118	-0.810	-0.943	0.958	-0.816	-0.828	0.231	-0.505
	5 km	0.227	-0.143	0.346	0.745	-0.243	1.246	-0.508	-0.837	0.756	-0.784	-0.588	0.053	-0.403
A16		0.730	-0.435	1.069	1.912	-0.904	0.212	-1.092	-0.309	1.135	-0.152	-0.222	0.262	-0.447
	2 km	0.270	-0.630	0.043	0.067	0.077	1.831	0.223	0.223	-0.306	-1.268	0.741	-0.168	-0.028
	3 km	0.212	0.890	0.178	0.169	-0.049	0.045	-0.797	-0.439	0.831	-0.399	-0.956	0.083	-0.170
	4 km	0.199	0.767	0.411	0.936	0.031	0.506	-0.672	-0.944	0.830	-0.892	-0.829	-0.219	-0.593
	5 km	0.191	0.477	0.459	0.543	0.001	1.044	-1.023	-0.821	1.230	0.120	-0.567	0.380	-0.716
A17		0.700	-0.530	1.089	1.087	-0.885	0.118	-0.320	-0.309	0.387	-0.198	-0.227	0.197	0.120
	2 km	0.252	-0.235	-0.025	-0.028	0.193	-0.119	-0.383	-0.383	0.433	-1.871	-0.587	0.313	-0.017
	3 km	0.220	-0.922	0.416	-0.130	0.087	2.122	0.716	0.196	-0.721	0.711	0.656	-0.711	-0.482
	4 km	0.238	-1.456	0.464	-0.385	-0.008	3.210	1.218	-0.278	-1.077	-0.224	0.078	-0.855	-0.725
	5 km	0.227	-0.464	0.374	0.066	-0.037	-0.401	1.268	0.023	-1.188	-0.279	0.064	-1.001	-0.897
A18		0.784	-0.264	1.030	-1.436	-0.937	0.381	-0.047	-0.308	0.093	-0.069	-0.213	0.319	-1.513
	2 km	0.261	-0.285	-0.044	-0.251	0.020	0.136	0.651	0.651	-0.995	1.203	4.009	-0.288	-0.130
	3 km	0.207	-0.592	0.398	-0.347	0.195	1.367	1.251	3.087	-1.604	-0.125	1.144	-0.798	-0.724
	4 km	0.249	-0.562	0.301	-0.223	-0.048	0.758	1.150	2.058	-1.516	0.321	0.414	-0.890	-0.466
	5 km	0.302	-0.449	0.085	-0.209	0.032	1.109	0.790	1.755	-1.330	-0.648	0.457	-0.883	0.154
A19		0.488	-1.203	1.247	-0.974	-0.754	-0.545	0.930	-0.312	-0.861	-0.525	-0.180	-0.529	0.195
	2 km	0.152	0.033	0.220	0.224	0.024	0.627	0.111	0.111	-0.019	0.697	-0.485	-0.516	-1.338
	3 km	0.172	0.417	0.435	-0.059	0.065	0.180	0.317	-1.274	-0.149	2.177	-1.383	-0.414	-0.962
	4 km	0.192	0.888	0.436	-0.270	0.039	0.426	-0.161	-0.950	0.354	0.506	-0.939	-0.382	-0.834
	5 km	0.168	0.650	0.557	-0.487	0.160	0.175	-0.155	-0.790	0.411	1.041	-0.569	-0.278	-1.305
A2		0.418	0.618	-0.778	-0.196	1.107	-0.518	0.295	-0.612	-0.182	-0.632	-0.272	-0.576	0.568
	2 km	0.114	0.158	0.338	-0.321	0.096	0.507	0.537	0.537	-0.441	-0.613	-0.503	-1.423	-2.034
	3 km	0.146	0.917	0.538	-0.028	0.184	1.484	-0.429	-1.220	0.571	1.751	-1.437	-0.053	-1.040
	4 km	0.181	0.648	0.497	-0.115	0.042	0.833	-0.223	-1.048	0.433	1.228	-0.999	-0.388	-0.945
	5 km	0.187	0.643	0.469	-0.156	0.011	0.111	-0.937	-0.782	1.137	0.171	-0.574	0.056	-0.732

Área de Floresta (Caf), Número de Fragmentos (NumPf), Tamanho Médio dos Fragmentos (MPSf), Índice de Forma dos Fragmentos (MSif), Índice de proximidade de área florestada (MPIf), Distancia Media do fragmento mais próximo (MNNf), Área de matriz (Cam), Área de vegetação em rebrota/ arbustiva (Cau), Índice de proximidade de área de matriz (MPIIm), Índice de proximidade de área de vegetação em rebrota/ arbustiva (MPIu), Índice de proximidade de área alterada (MPIId), e Índice de Diversidade de Shannon para paisagem (SDI)

**S7. Continuação.** Métricas de paisagem em cinco escalas para 24 sítios de uma área fragmentada no sul da Amazônia (região de Alta Floresta, MT, entre 2013 e 2014), já escalonadas por escore de Z e sob tratamento de resíduos que tira influência de área de floresta (Caf) sobre as outras métricas.

Sítio	Scale	Caf	NumPf	MPSf	MSIf	MPIf	MNNf	Cam	Cau	Cad	MPIIm	MPIu	MPIId	SDI
<b>A20</b>	1 km	0.423	-1.409	1.293	-0.493	-0.714	-0.749	1.158	-0.013	-1.133	-0.625	-0.245	-0.717	-0.192
	2 km	0.247	0.713	-0.167	-0.452	-0.343	-0.379	-1.586	-1.586	1.498	0.013	-0.736	2.118	0.326
	3 km	0.236	0.112	0.156	-0.531	-0.466	-1.350	-0.681	1.215	0.511	-0.745	1.088	0.156	0.104
	4 km	0.300	-0.172	0.065	-0.190	-0.286	-1.046	-0.453	0.997	0.209	0.069	0.641	-0.299	0.445
	5 km	0.281	-0.611	0.187	0.765	-0.384	-0.970	-0.190	0.480	0.015	1.857	0.217	-0.397	0.234
<b>A21</b>	1 km	0.510	2.271	-1.576	-0.457	0.083	-0.245	0.567	0.886	-0.702	-0.491	0.327	-0.394	0.593
	2 km	0.153	1.436	0.125	-0.349	-0.056	-1.043	-1.029	-1.029	0.987	1.348	-0.711	0.133	-0.908
	3 km	0.217	0.422	0.204	-0.296	-0.339	-1.435	-0.622	1.589	0.407	0.557	1.059	-0.204	-0.087
	4 km	0.275	-0.172	0.158	0.111	-0.436	-1.630	-0.025	0.985	-0.188	2.585	0.682	-0.469	0.136
	5 km	0.280	-0.893	0.235	0.635	-0.377	0.096	-0.065	0.536	-0.121	1.658	0.409	-0.437	0.228
<b>A22</b>	1 km	0.547	1.027	-1.503	0.220	0.047	-0.102	0.362	0.288	-0.384	1.238	-0.050	-0.292	0.708
	2 km	0.950	-0.034	-0.018	0.417	-0.905	0.251	-1.142	-1.142	1.135	0.291	-0.086	0.673	-2.202
	3 km	0.972	-0.517	1.937	0.264	-0.567	0.211	0.013	0.454	-0.070	0.724	0.478	-0.599	-2.504
	4 km	0.977	-1.014	3.120	1.380	-0.070	1.094	-0.031	0.683	-0.118	0.578	1.517	-0.443	-2.473
	5 km	0.966	-1.013	3.376	1.805	-0.132	0.425	-0.249	0.956	-0.092	0.750	1.922	-0.673	-2.637
<b>A23</b>	1 km	0.471	-0.576	-0.303	-0.920	-0.744	-0.598	0.181	-0.612	-0.068	1.631	-0.264	-0.444	0.748
	2 km	0.944	0.394	-1.079	-0.081	0.387	-0.090	-1.397	-1.397	1.384	0.269	-0.093	0.548	-2.078
	3 km	0.965	-0.539	1.747	1.763	0.375	1.143	-0.245	0.420	0.186	0.694	0.449	-0.636	-2.321
	4 km	0.972	-0.732	1.432	1.618	-1.421	0.517	-0.139	0.189	0.089	0.557	-0.144	-0.425	-2.350
	5 km	0.937	-0.593	0.664	1.233	-1.780	1.285	-0.168	0.136	0.111	0.608	0.616	-0.409	-1.851
<b>A24</b>	1 km	0.215	-0.708	0.501	-0.766	-0.585	4.348	1.726	-0.914	-1.565	-0.945	-0.305	-1.250	-2.139
	2 km	0.706	-0.867	1.576	2.160	-1.311	3.279	-0.570	-0.570	0.623	0.621	-0.377	-0.062	0.802
	3 km	0.696	-0.347	-0.573	1.432	-0.532	0.250	-2.595	-0.444	2.581	-0.316	-0.261	1.448	1.161
	4 km	0.705	0.388	-1.263	0.804	-1.262	0.552	-2.791	-0.479	2.707	-0.408	-0.512	2.113	1.245
	5 km	0.756	0.134	-1.206	0.867	-1.714	0.149	-2.487	-0.440	2.463	-0.152	-0.766	2.551	0.867
<b>A3</b>	1 km	0.644	1.334	-2.057	2.654	1.860	0.181	0.248	-0.460	-0.225	0.264	-0.236	-0.075	0.315
	2 km	0.723	-1.119	3.538	1.764	-1.784	-0.411	-1.241	-1.241	1.271	0.038	-0.356	0.022	0.858
	3 km	0.722	-1.008	1.039	1.923	-0.034	0.585	-1.861	-0.360	1.857	0.071	-0.193	2.525	0.971
	4 km	0.730	-0.524	-0.486	1.251	0.014	0.249	-2.014	-0.416	1.968	-0.070	-0.477	1.998	1.059
	5 km	0.768	-0.408	-0.620	0.842	-1.225	0.250	-1.939	-0.419	1.946	-0.050	-0.765	2.077	0.753
<b>A4</b>	1 km	0.744	0.291	-1.397	0.184	2.812	0.435	0.066	-0.308	-0.020	-0.116	-0.219	0.224	-0.624
	2 km	0.636	-0.231	-0.383	-0.665	-1.509	0.214	1.334	1.334	-1.316	0.472	0.200	-0.525	0.576
	3 km	0.655	0.150	-1.098	-1.668	0.054	0.298	1.141	0.322	-1.151	0.025	0.174	-0.617	0.701
	4 km	0.709	-0.321	-0.674	-1.188	0.631	0.071	0.708	0.024	-0.665	0.227	-0.262	-0.500	0.688
	5 km	0.711	-0.708	-0.322	-0.637	1.472	0.025	0.624	-0.148	-0.531	-0.144	-0.603	-0.494	0.684
<b>A5</b>	1 km	0.684	-0.581	1.102	-0.742	-0.875	0.068	0.271	-0.309	-0.225	-0.223	-0.229	0.044	-0.003
	2 km	0.726	-0.522	0.518	-1.370	2.767	-0.222	0.598	0.598	-0.724	-0.311	0.871	0.060	0.508
	3 km	0.737	-0.682	0.327	-1.301	0.143	0.317	0.641	0.693	-0.711	0.401	0.340	-0.488	0.480
	4 km	0.750	-0.738	-0.129	-0.833	-0.250	0.147	0.616	0.310	-0.641	0.101	-0.145	-0.351	0.494
	5 km	0.770	-1.021	0.459	-0.810	1.845	0.697	0.788	0.016	-0.738	0.023	-0.585	-0.590	0.265
<b>A6</b>	1 km	0.164	-0.870	0.758	0.985	-0.530	-0.355	0.909	-0.915	-0.728	0.326	-0.314	-0.690	-1.962
	2 km	0.624	0.476	-1.031	-0.749	0.057	-0.489	0.914	0.914	-0.924	-0.834	0.302	-0.747	0.823
	3 km	0.605	0.125	-1.035	-1.577	-0.300	-0.868	0.860	-0.211	-0.811	-0.454	-0.216	-0.587	0.883
	4 km	0.556	-0.422	-0.571	-0.512	-0.350	-1.187	0.890	-0.442	-0.736	-0.913	-0.528	-0.652	0.878
	5 km	0.491	-0.109	-0.580	-0.381	-0.026	-1.083	0.341	-0.623	-0.106	-1.273	-0.688	-0.495	1.097
<b>A7</b>	1 km	0.396	1.228	-0.778	0.131	1.197	-0.505	-0.091	2.981	-0.318	-0.244	-0.035	-0.603	1.025
	2 km	0.573	0.129	-0.744	-0.635	0.071	-0.938	0.292	0.292	-0.286	-0.436	0.284	-0.322	1.019
	3 km	0.556	-0.433	-0.544	-0.866	-0.171	-0.634	0.860	0.011	-0.839	-0.815	-0.329	-0.688	0.939
	4 km	0.482	-0.386	-0.452	-0.794	-0.530	-0.240	0.810	-0.620	-0.623	-1.143	-0.643	-0.744	0.803
	5 km	0.451	-0.286	-0.422	-0.418	0.044	-1.685	0.125	-0.698	0.120	-1.466	-0.683	-0.308	1.017
<b>A8</b>	1 km	0.436	-0.687	-0.158	-0.594	1.436	-0.529	0.136	0.286	-0.182	-0.605	-0.248	-0.113	0.877
	2 km	0.275	-1.652	0.658	2.348	-0.259	1.220	-1.298	-1.298	1.332	1.335	0.142	2.726	0.416
	3 km	0.257	-2.302	0.904	1.253	-0.265	1.128	-0.114	0.276	0.076	0.390	2.200	0.252	0.100
	4 km	0.300	-1.314	0.256	1.207	-0.390	-0.703	0.063	2.626	-0.623	1.344	3.177	-0.447	0.377
	5 km	0.329	-0.766	0.053	0.312	-0.360	-1.299	-0.324	2.719	-0.619	1.258	2.577	-0.378	0.841
<b>A9</b>	1 km	0.262	-0.559	0.257	0.362	0.192	-0.035	-2.408	-0.315	2.444	-0.054	-0.296	0.959	0.675
	2 km	0.288	-1.398	0.440	1.659	-0.319	0.307	-0.964	-0.964	1.003	2.336	-0.378	-0.502	0.386
	3 km	0.196	-1.282	0.583	0.709	-0.094	-0.780	-0.230	0.606	0.149	1.400	2.063	-0.029	-0.420
	4 km	0.250	-0.785	0.328	0.243	-0.320	-0.739	0.105	1.528	-0.426	1.485	1.973	-0.495	-0.104
	5 km	0.292	-0.676	0.158	0.655	-0.543	-1.701	-0.337	2.290	-0.462	1.806	2.563	-0.342	0.527

Área de Floresta (Caf), Número de Fragmentos (NumPf), Tamanho Médio dos Fragmentos (MPSf), Índice de Forma dos Fragmentos (MSIf), Índice de proximidade de área florestada (MPIf), Distancia Media do fragmento mais próximo (MNNf), Area de matriz (Cam), Área de vegetação em rebrota/ arbustiva (Cau), Índice de proximidade de área de matriz (MPIIm), Índice de proximidade de área de vegetação em rebrota/ arbustiva (MPIu), Índice de proximidade de área alterada (MPIId), e Índice de Diversidade de Shannon para paisagem (SDI)

#### **4. ESTRUTURA DE METACOMUNIDADE DE MORCEGOS EM PAISAGEM FRAGMENTADA NO SUL DA AMAZÔNIA**

*Manuscrito a ser submetido para Journal of Animal Ecology*

**Could fragmentation gradients determine the metacommunity structure of bats?**

Ana C. M. Martins<sup>1</sup>, Michael R Willig<sup>2</sup>, Steven J Presley<sup>2</sup>, Jader Marinho-Filho<sup>1,3</sup>

1 PPG Ecologia, Universidade de Brasilia, Brasil. E-mail: martins79.ana@gmail.com

2 Center for Environmental Sciences & Engineering and Department of Ecology &  
Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, CT, USA

3 Departamento de Zoologia, Universidade de Brasilia, Brasil

## Resumo

Os ambientes naturais e a biodiversidade estão cada vez mais ameaçados pela perda e fragmentação de habitats. Animais que atuam como dispersores de sementes, polinizadores de flores, e predadores de topo contribuem significativamente para a estruturação e funcionalidade de florestas e ambientes naturais, realizando serviços ecossistêmicos para a manutenção dos ecossistemas e para o uso dos seres humanos. Assim, é importante entender de que modo animais como os morcegos se distribuem em paisagens fragmentadas. Usando abordagens de metacomunidades e partição de variância, é possível descobrir um gradiente ambiental latente que afete em particular a estrutura de uma metacomunidade e a variação na composição de espécies entre os sítios. Através de uma Análise de Elementos de Metacomunidade (AEM), buscou-se avaliar coerência, troca de espécies, e limites de distribuição coincidentes, para identificar a estrutura de metacomunidades emergente. De forma complementar, foi estimada a importância relativa das características da paisagem na composição de espécies de morcegos usando a partição de variância. A área de estudo consiste de uma paisagem fragmentada de 100 km<sup>2</sup> no município de Alta Floresta, norte do estado do Mato Grosso, Brasil. Esta paisagem compreende quatro classes de uso do solo: floresta (habitat), matriz (tipicamente pastagem), vegetação arbustiva e vegetação secundária. Morcegos foram coletados em 24 sítios florestados de 2013 a 2014 (amostragens de 6 horas/noite, 12 redes de neblina [12 x 2,6 m], 4 noites/sítio [durante estações seca e chuvosa], esforço amostral de 8640 m<sup>2</sup>.h/sítio). As características da paisagem foram calculadas a partir de uma classificação supervisionada de uma imagem de satélite (área de circular de 1 km). Análises foram conduzidas para todos os morcegos e para duas grandes guildas (herbívoros e animalívoros), nas duas estações (seca e chuvosa). Usando métricas de paisagem (número de fragmentos, área total, densidade de borda, tamanho médio do fragmento, índice de proximidade, índice de forma, distância média do vizinho mais próximo) foi avaliado se a estrutura era consistente com um gradiente de paisagem via Correlação de Spearman. Através da Partição de Variância, baseada em 4 partições (Composição e Configuração do Habitat e das Classes de Matriz), explorando como a composição de morcegos (identidade das espécies e abundâncias) respondem a variação na paisagem. As metacomunidades baseadas em todos os morcegos e somente em carnívoros evidenciaram uma estrutura aleatória. Em contraste, a distribuição de herbívoros (nectarívoros e frugívoros) indicou uma estrutura *Quasi-Clementsiana*, sugerindo que a maioria das espécies está respondendo ao mesmo gradiente ambiental latente. Esta organização ocorre porque espécies que formam agrupamentos utilizam recursos semelhantes. A metacomunidade não foi associada a nenhum gradiente ambiental latente, avaliado pelas métricas de paisagem. Entretanto, a metacomunidade de herbívoros foi associada com a latitude (Correlação de Spearman = 0,4; p=0,051), um substituto para distância das populações-fonte ao norte da área de estudo (grande maciço de florestas não perturbadas). A variação na composição de espécies de herbívoros (ponderada pela abundância) foi associada com a variação das características da paisagem (Modelo Global= p=0,092; R<sup>2</sup>aj=0,46), principalmente devido a Composição do Habitat (p=0,036; R<sup>2</sup>aj=0,51). Morcegos tem grande capacidade de dispersão, e conseqüentemente as métricas de paisagem usuais não são as melhores preditoras para composição de espécies em pequenas escalas. Entretanto, a metacomunidade de herbívoros mostrou resposta significativa à composição de habitat (quantidade e densidade de fragmentos florestais), quando a presença foi ponderada pela abundância. Uma paisagem fragmentada próxima a uma extensa área de floresta

preservada não sofre extinções locais, mas a abundância das espécies se altera em resposta a fragmentação e perda de habitat.

Palavras-Chave: Chiroptera, Fragmentação, Composição de Espécies, *Quasi-Clemensiana*

## Abstract

Natural environments and biodiversity are increasingly threatened by habitat loss and fragmentation. Animals acting as seed dispersers or pollinators, and top predators contribute significantly to structuring and functioning of forests providing ecosystem services that maintain such systems and provide natural resources to humans. Thus, it is important to recognize how animals like bats are distributed in fragmented landscapes. Using metacommunity and variance partitioning approaches, it is possible to unveil latent environmental gradient that affect particular metacommunity structure and the variation among sites in species composition. Using an EMS Approach (elements of metacommunity structure) based on presence–absence data, we evaluated coherence, species turnover and range boundary clumping to identify the emergent metacommunity structure of bats. Additionally, we assessed the relative importance of landscape characteristics on bat species composition using variance partitioning. The study area was a 100 km<sup>2</sup> fragmented landscape in south Amazon, northern Mato Grosso State, Brazil. This landscape comprises 4 land use classes: forest, matrix (typically pasture), shrubby vegetation, and disturbed areas. We collected bats from 24 forested sites in 2013 and 2014 (sampling six hours per night, with 12 mist nets [12 x 2.6 m], 4 nights/site (during dry and wet seasons), the total effort was 8640 m<sup>2</sup>.h/site). Landscape characteristics were derived from supervised classification with a RapidEye Sat Image 2011/2012 at 15 m resolution, using a 1 km buffer. Analyses were conducted for all bats and for two broad feeding ensembles (herbivores and animalivores). We used landscape metrics already tested on bats in other Neotropical studies (i.e. number of patches, total area, edge density, mean patch size, shape Index, proximity Index, mean nearest neighbor) to evaluate if the structure was consistent with a local landscape gradient through Spearman correlation. Through a Variance Partitioning Analysis, based on four partitions (i.e. Composition and Configuration for Habitat/Forest and Matrix Classes), we explored how bat species composition and abundance responded to variation in the landscape. The metacommunities based on all bats and only animalivores indicated a random structure at local scale. In contrast, herbivores (nectarivores and frugivores) showed a *Quasi-Clementsian* structure, suggesting that most species are responding to the same environmental gradient, with groups of species replacing other, along a latent environmental gradient. This organization arises because species that form clusters have similar requirements and resource conditions. Metacommunities scores were not associated to any latent environmental gradient, measured by landscape metrics. However, the herbivorous metacommunity was associated with latitude (Spearman Correlation=0.4; p=0.051), a surrogate for distance from source populations North of the study area (massive block of undisturbed forest). Variation in herbivorous species composition (weighted by abundance) was associated with variation in Landscape characteristics (Global Model p=0.092, R<sup>2</sup>adj=0.46), mostly due to Habitat Composition (p=0.036, R<sup>2</sup>adj=0.51). Bats have great dispersal ability, consequently landscape features are not the best predictor of bat composition at local scales. However, the

herbívoros metacomunidade mostrou uma resposta significativa à composição do habitat (quantidade e densidade de áreas florestais), quando a presença foi ponderada pela abundância. Uma paisagem fragmentada em proximidade próxima a extensas áreas florestais não sofre extinções locais, mas as abundâncias das espécies mudam em resposta à fragmentação e perda de habitat na paisagem.

**Palavras-chave:** Chiroptera, Brasil, Fragmentação, Composição de espécies, *Quasi-Clementsian*

#### 4.1. Introdução

Ecologia é o estudo das interações que determinam a distribuição e a abundância dos organismos (Krebs 1972). Portanto, os ecólogos desejam conhecer os requisitos ambientais que influenciam a ocorrência de uma espécie, levando em consideração que a coexistência entre espécies de animais que possuem nichos similares é uma das questões fundamentais da ecologia desde o trabalho de Hutchinson (1959). Assim, quando se pretende trabalhar com comunidades e padrões locais de diversidade e interações de espécies, deve-se pensar na questão da conectividade de habitats com áreas adjacentes através da dispersão e imigração de organismos, o que nos leva ao mecanismo de coexistência de espécies e ao conceito de metacomunidade (Leibold & Mikkelsen 2002, Leibold et al. 2004).

Metacomunidade é um conjunto de comunidades locais de uma região, com potencial de inter-relação (Leibold & Mikkelsen 2002). Esse conceito é relativamente novo em ecologia, mas vem de debates antigos de duas hipóteses clássicas sobre como as comunidades são organizadas. A visão de Clements (1916) de comunidades como superorganismos implica em um processo de sucessão ecológica determinístico e unidirecional; e Gleason (1926) tem uma abordagem individualista, onde as associações de espécies seriam o resultado de similaridades nos requisitos destas e parcialmente resultado do acaso.

Atualmente essas duas visões são consideradas como estruturas diferenciadas de metacomunidade com gradiente de espécies (Leibold & Mikkelsen 2002), ou seja, a substituição de espécies ao longo de comunidades locais. Essa substituição de espécies pode ser compartimentalizada, parcialmente compartimentalizada, seguindo as ideias de Clements (1916), ou ainda em gradiente contínuo e sem compartimentos, de acordo com a visão individualista de Gleason (1926). A metacomunidade tipo “tabuleiro de

damas” também apresenta uma organização compartimentalizada, mas a matriz de ocorrência das espécies não se encontra visualmente ordenada (Leibold & Mikkelsen 2002). Além desses arranjos de metacomunidade, existem comunidades locais que são formadas por subgrupos de comunidades maiores (ou regionais) constituindo uma metacomunidade aninhada, não havendo um gradiente de substituição de espécies (Patterson & Atmar 1986).

O recente amadurecimento de conceitos de metacomunidade (Leibold & Miller 2004, Leibold et al. 2004, Holyoak, Leibold & Holt 2005) concentrou-se em duas vertentes: abordagem mecanicista, ou seja, nos mecanismos que moldam as comunidades espacialmente (i.e., efeito de massa, modelo neutro, dinâmica de manchas e ordenação de espécies), e abordagem de estruturas, ou seja, busca pelos padrões de estruturação. Neste contexto, abordagens analíticas foram desenvolvidas para identificar e avaliar vários aspectos da estrutura da metacomunidade, como exemplo, a análise de elementos da estrutura da metacomunidade (AEM) que avalia a matriz de ocorrência de espécies quanto à coerência (para checar se há gradiente), substituição de espécies (*turnover*), e coincidência dos limites de ocorrência das espécies (*range boundary clumping*) (Leibold & Mikkelsen 2002). Assim, essa poderosa ferramenta testa simultaneamente os múltiplos padrões idealizados para distribuição de espécies: tabuleiro de damas, aninhado, clementsiano, gleasoniano, uniformemente espaçados e aleatório. Portanto, a abordagem deste estudo não é mecanicista e sim baseada no padrão e na análise hierárquica dos elementos da estrutura de metacomunidades (AEM).

Neste cenário, morcegos são importantes componentes das comunidades locais de mamíferos em florestas tropicais, além de ocuparem uma grande variedade de nichos tróficos, sendo usualmente o grupo mais abundante e rico em espécies (Rex et al. 2008, Fahr & Kalko 2011). A participação em uma ampla diversidade de interações ecológicas (Bonaccorso 1979, Bianconi, Mikich & Pedro 2004) permite a coexistência, resultando na grande abundância e riqueza de espécies desses mamíferos.

Dentre os morcegos neotropicais, a família Phyllostomidae é a mais diversificada e abundante, com cerca de até 50 espécies podendo coexistir em algumas localidades (Simmons & Voss 1998, Lim & Engstrom 2005). A maioria dos estudos com morcegos tem amostragens com redes de espera colocadas no sub-bosque. Assim, e para permitir

a comparação com estudos anteriores, as análises devem ser restritas a família Phyllostomidae (Gorresen & Willig 2004, Willig et al. 2007).

Apesar desta elevada diversidade simpátrica do grupo, poucos trabalhos usaram a abordagem de metacomunidade em estudos de morcegos. Presley et al. (2009) usaram a abordagem de metacomunidade para morcegos no Paraguai, encontrando redes compartimentadas. Presley & Willig (2010) constataram uma estrutura de metacomunidade aninhada no complexo insular das Grandes Antilhas. Ambos os estudos usaram análises em grandes escalas geográficas, com o método proposto por Leibold & Mikkelsen (2002), a análise dos elementos da metacomunidade (AEM), que usa testes para determinar o modelo da metacomunidade.

O uso de macro-escalas de análise pode detectar padrões associados a questões da história geológica, variações biogeográficas da vegetação ou múltiplos gradientes ambientais (Presley et al. 2009, Presley & Willig 2010, López-González et al. 2012). Mas, quando se deseja avaliar também a organização da metacomunidade de morcegos em escalas menores, esta deve ser relacionada tanto a gradientes ambientais de grande escala, quanto a fatores ambientais restritos espacialmente. Recentemente, um trabalho desenvolvido na caatinga brasileira em escalas geográficas menores, encontrou uma metacomunidade de morcegos com estrutura de aninhamento por colonização diferencial, devido aos morcegos fitófagos, com possíveis efeitos multiescalares em sua composição (Sá-Neto 2012).

Dentro da discussão sobre padrões de distribuição de espécies e fragmentação, espera-se que este processo de alteração de habitats naturais leve a um padrão aninhado de ocorrência de espécies (Patterson & Atmar 1986). Isso ocorreria porque fragmentos de um habitat original contínuo teriam o mesmo conjunto inicial de espécies, onde a matriz seria impermeável impedindo imigrações. Além disso, a ordem de extinções seria a mesma para todos os fragmentos, com velocidade de extinção maior em fragmentos menores.

Neste cenário, ressalta-se que o intenso desmatamento em alguns estados da Amazônia tem contribuído para o processo de fragmentação e perda de habitats ricos como a floresta de terra firme. Como exemplo, encontra-se a faixa amazônica do estado do Mato Grosso, que apresenta a segunda maior taxa anual de desmatamento da Amazônia Legal, depois do Pará (PRODES, INPE 2011). A região apresenta elevada

riqueza de morcegos (74 espécies, Bernard et al. 2011), mas é pouco amostrada, comparada a outras regiões da Amazônia Brasileira.

A abordagem de metacomunidades é importante porque associa diferentes escalas espaciais em ecologia, levando a mudanças substanciais na interpretação de fenômenos ecológicos, tanto em escala local (e.g. efeitos de fonte-dreno em comunidades locais), quanto em escala de metacomunidade (e.g. efeitos de fonte-dreno na diversidade regional) (Leibold et al. 2004). Além disso, pode indicar como processos locais e regionais interagem, como por exemplo, as relações entre a saturação da diversidade local e correlações entre diversidade local e regional.

Neste contexto, considerando os altos níveis de fragmentação do sul da Amazônia, o objetivo deste capítulo é identificar a estrutura de metacomunidade de morcegos filostomídeos e das suas principais guildas (herbívoros e animalívoros) nas duas estações (seca e chuvosa), e se estas estruturas são mediadas por associações das espécies com algum gradiente ambiental latente.

## 4.2. Materiais e Métodos

**Área de Estudo.** O estudo foi realizado no município de Alta Floresta (09°53'S, 56°28'W), localizado no norte do estado do Mato Grosso. O município encontra-se dentro do bioma amazônico e a formação vegetal dominante é a floresta de terra firme. Atualmente, há apenas 46% de vegetação nativa restante nesta área, caracterizando o município como um dos que mais desmatam na Amazônia. A matriz antrópica é formada essencialmente de inúmeras propriedades rurais voltadas para a pecuária, constituindo assim uma paisagem de pastagens relativamente homogênea (Michalski et al. 2008).

O delineamento amostral consiste de 24 sítios (Figura 4-1) em uma área com gradiente de fragmentação visual de zero a seis, onde zero indica área não fragmentada (maciço de floresta) e seis (nível máximo de fragmentação, com poucos fragmentos pequenos).

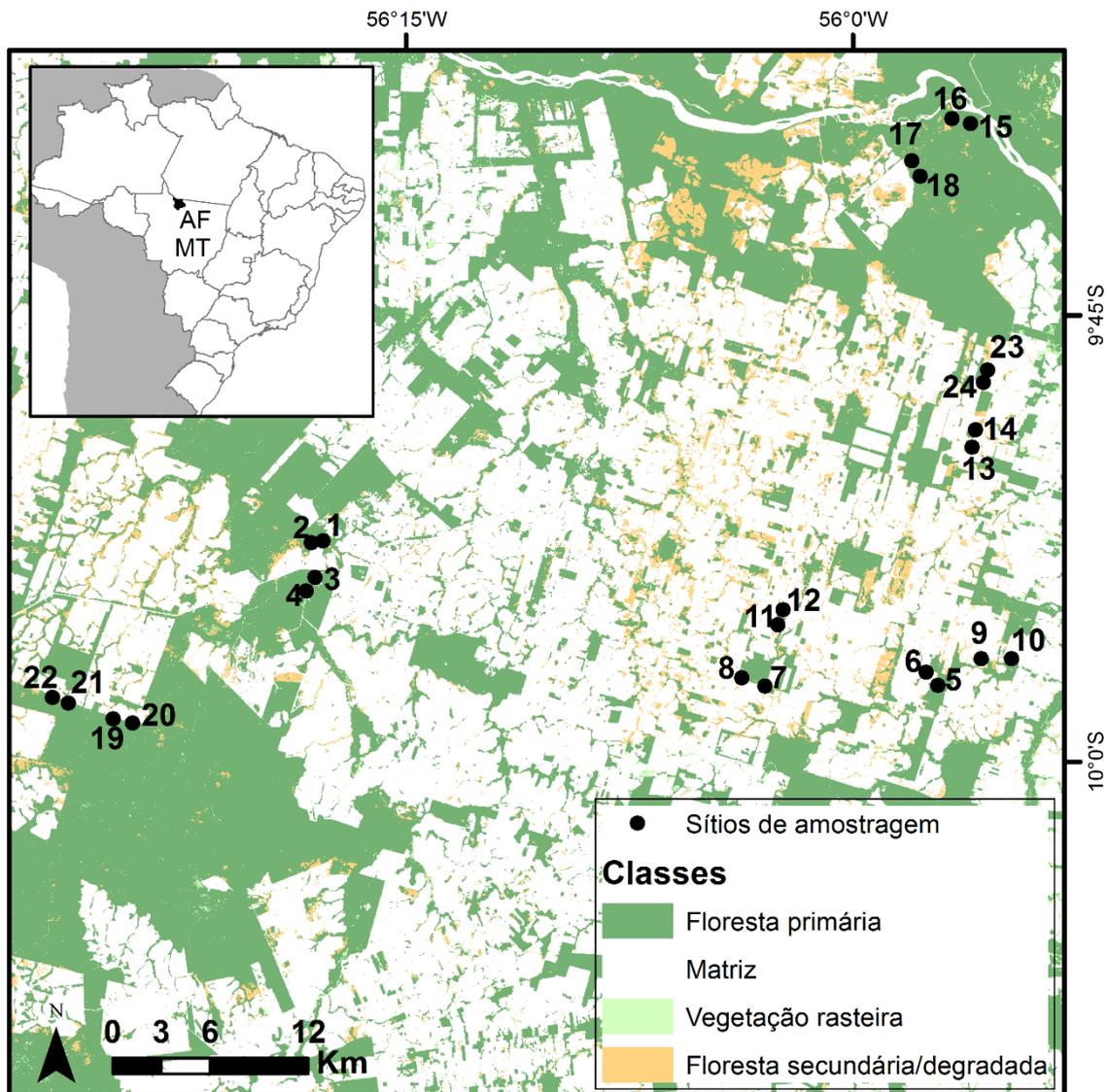


Figura 4-1. Área de Estudo no município de Alta Floresta, norte do estado do Mato Grosso e os 24 sítios amostrais e classes de cobertura do solo.

**Captura dos animais.** Morcegos foram coletados em 24 sítios no sul da Amazônia brasileira (96 noites, 8640 m<sup>2</sup>.h/sítio). Todos os sítios seguem o mesmo protocolo de coletas, utilizando 12 redes de neblina (12 x 2,6 m) dispostas ao longo de trilhas (picadas abertas para o estudo) em sub-bosque, abertas seis horas por noite. Para inserir a variação sazonal foram realizadas 4 noites de coleta em cada unidade amostral (em estações secas e chuvosas), totalizando 96 noites de coleta. Os trabalhos de campo foram realizados com amostragem de dois sítios na mesma noite, em quatro campanhas com 12 noites de coleta, sendo duas campanhas na estação seca (abril e julho de 2013) e

duas outras na estação chuvosa (outubro de 2013 e janeiro de 2014). O esforço amostral total não variou entre os sítios, com 8640 m<sup>2</sup>.h/ sítio (totalizando 207360 m<sup>2</sup>.h), calculado de acordo com Straube & Bianconi (2002), multiplicando a área de cada rede pelo tempo de exposição em campo, pelo número de repetições pelo número de redes.

Os indivíduos capturados tiveram os dados biométricos registrados (peso e antebraço), sendo em seguida identificados e liberados no local da captura. Todos os indivíduos capturados receberam marcações com o número do sítio, para verificar se um indivíduo usa mais de um sítio, ou se há troca entre eles. O número do sítio foi colocado na parte inferior da membrana da asa através de marcação temporária por pontos (~1 ano).

A identificação das espécies segue Gardner (2007), Lim & Engstrom (2001) e Díaz et al. (2011). Exemplares testemunhos das espécies registradas foram coletados e depositados na Coleção de Mamíferos da Universidade de Brasília. As coletas e capturas foram autorizadas pela licença do ICMBIO (SISBIO 36201-2).

### **4.2.3. Análises Estatísticas**

#### **4.2.3.1. Análise de Elementos da Metacomunidade (AEM)**

A análise dos dados foi realizada com base em uma matriz de ocorrência de espécies, onde as colunas representam os sítios e as linhas, as espécies. Os testes foram realizados para a comunidade de morcegos encontrados na região, e adicionalmente foram testados os padrões para os dois principais grupos funcionais (herbívoros e animalívoros) e sazonalmente.

A extensão espacial de um sítio pode ser diferente entre estudos de metacomunidade. No entanto, o aspecto crucial da escala nesta abordagem é que a definição de um sítio seja consistente com as questões teóricas abordadas na análise, assim como as variáveis explanatórias e mecanismos invocados para explicar os padrões (Presley et al. 2009). Desta forma, o termo ‘comunidade’ será empregado para se referir ao conjunto de espécies que compõe a comunidade local, na qual os indivíduos tenham

maior probabilidade de interagir entre si do que com indivíduos de outras comunidades, e o termo sítio para se referir ao local ocupado pela comunidade. No caso deste estudo, foi registrada apenas 1 recaptura em outro sítio (0.06%), ou seja, maior probabilidade de interações com morcegos da mesma comunidade.

A análise de elementos da estrutura da metacomunidade (AEM) avalia a matriz de ocorrência de espécies quanto à coerência, substituição de espécies (*turnover*), e coincidência dos limites de ocorrência das espécies (*range boundary clumping*) (Leibold & Mikkelsen 2002). Assim, segue abaixo uma breve descrição da análise de cada um desses elementos:

**Coerência.** É um atributo da distribuição das espécies e não da área de ocorrência, sendo calculada pela contagem do número de ausências entre presenças. Entretanto, o teste é sensível à ordenação dos dados na matriz, portanto recomenda-se que a matriz seja ordenada pelo primeiro eixo de uma análise de correspondência (“reciprocal average”, Leibold & Mikkelsen 2002), levando a uma maior concentração da ocorrência das espécies ao longo da diagonal principal da matriz (Lewinsohn et al. 2006). Para a realização deste teste serão realizadas algumas adaptações da análise original de Leibold & Mikkelsen (2002). A hipótese nula a ser testada é bicaudal, onde número de ausências não deverá ser maior nem menor que o esperado ao acaso. As estruturas da metacomunidade para cada resultado estatístico do teste podem ser vistos na Figura 4-2.

Para analisar se a coerência da distribuição das espécies difere do observado ao acaso, foram geradas matrizes por 1000 simulações de modelos nulos de coluna e linha fixas. Este modelo, conhecido como modelo fixo-fixo (Gotelli 2000), restringe os totais das colunas e linhas no modelo nulo para corresponder aos valores observados na matriz, preservando diferenças entre linhas e entre as colunas. Segundo o guia do consumidor para análise de aninhamento, é indicado que se use modelos restritos como esse, porque reduzem os efeitos de tamanho amostral, diminuindo potencialmente erros do tipo I (Ulrich, Almeida-Neto & Gotelli 2009). Assim, visto que os níveis de erro de tipo I têm importante papel na inferência estatística, modelos nulos mais restritos são mais adequados, porque eles são conservadores e não vão rejeitar a hipótese nula, a não ser que o processo gerador do padrão seja forte.

Os valores de ausências entre presenças das simulações foram testados para normalidade e a média e desvio padrão destes valores foram utilizados para realizar a

estatística Z unicaudal. Quando o valor observado foi menor que os valores simulados (significância de 5%) a hipótese nula foi descartada.

**Substituição de Espécies (Turnover).** Esta métrica é calculada através do número de substituições de uma espécie por outra, ao longo do gradiente (Leibold & Mikkelsen 2002). O número observado de substituições foi comparado com uma distribuição de valores de substituição criados a partir de 1000 matrizes simuladas pelo modelo nulo, assim como para coerência. Resultados significativamente negativos indicam distribuições aninhadas, e *turnover* significativamente positivo indica estruturas uniformemente espaçadas, Gleasonianas ou Clementsianas (Presley, Higgins & Willig 2010).

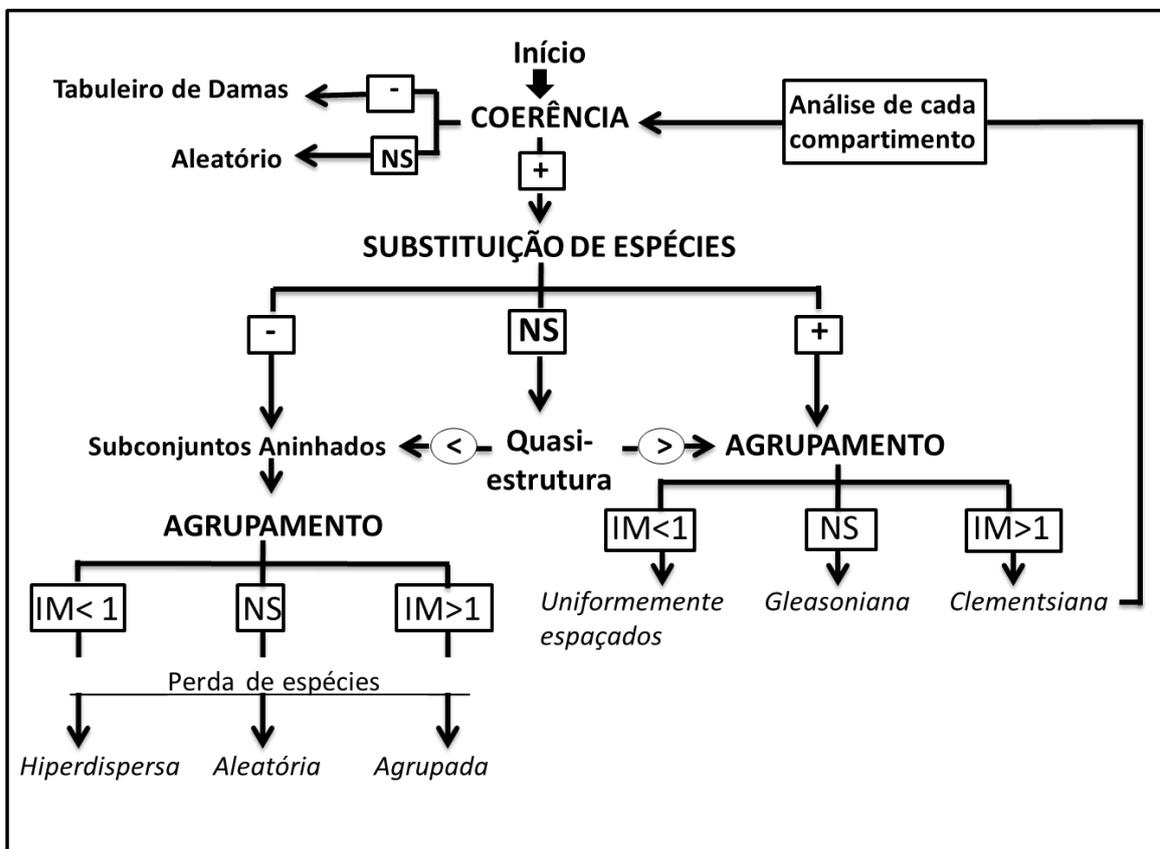


Figura 4-2. Representação da abordagem hierárquica com base na análise de elementos de estrutura da metacomunidade e combinações de resultados consistentes com cada uma das seis estruturas idealizadas (Leibold & Mikkelsen 2002), três padrões de perda de espécies para subconjuntos aninhados, seis *Quasi*-estruturas e estruturas de compartimentos dentro distribuições Clementsianas. Caixas indicam resultados estatísticos; elipses indicam a direção turnover não-significativo. Traduzida e modificada de Presley et al. 2010.

### **Coincidência de Limites de Distribuição de Espécies (Range Boundary Clumping).**

O Índice de Morisita (I) mede a coincidência dos limites de ocorrência das espécies por contagem do número de limites terminais em cada sítio. A significância é determinada através de um teste de aderência de qui-quadrado que compara a distribuição observada dos limites da distribuição de uma espécie a uma distribuição uniforme esperada. Limites de distribuição que ocorrem ao acaso tendem a ter um Índice de Morisita com valor aproximado de 1, consistentes com estruturas aninhadas que apresentam perda de espécies Gleasonianas, *Quasi-Gleasonianas* ou estocásticas (ver Figura 4-2). Valores do índice de Morisita  $>1$  com qui-quadrado significativo indicam coincidência dos limites de distribuição, sendo consistentes com estruturas aninhadas que apresentam perda de espécies Clementsiana, *Quasi-Clementsiana* ou agrupada (Figura 4-2). Valores de índice  $<1$  com qui-quadrado significativo indicam limites hiperdispersos e são consistentes com estruturas aninhadas com perda de espécies uniformemente espaçados, quase uniformemente espaçados, ou hiperdispersas (Figura 4-2). Algumas estruturas clementsianas podem apresentar grande número de espécies com limites agregados ao longo da ordenação dos sítios; estes compartimentos bem definidos, (grupos distintos de espécies ao longo de partes de um gradiente ambiental, Lewinsohn et al. 2006) podem ser analisados separadamente (Presley et al. 2010, López-González et al. 2012).

Todos os testes de coerência, *turnover* e coincidência dos limites de distribuição foram realizados pelo pacote 'Metacom' (Dallas 2013), no software R 3.0 (R Development Core Team 2013). As métricas e os modelos nulos foram calculados através do algoritmo parcialmente adaptado a partir da linguagem de Matlab, escrito por Christopher Higgins (Disponível em <http://www.tarleton.edu/Faculty/higgins/EMS.htm>), baseado na estrutura de análise de elementos de metacomunidades proposta por Presley et al. (2010), e conta com muitas funções do pacote 'vegan' (Oksanen et al. 2013).

### **4.2.3.2 Análises da relação entre variáveis ambientais e a ocorrência espécies da metacomunidade**

Baseado nas métricas de paisagem (variáveis ambientais) que melhor explicaram a distribuição de morcegos na região (Capítulos 2 e 3, Tabela S 15/Material Suplementar deste Capítulo) foi avaliada a hipótese de que a estrutura da metacomunidade é mediada, pelo menos em parte, pelas associações de espécies com gradientes ambientais.

Primeiramente, usando métricas de paisagem (número de fragmentos, área total, densidade de borda, tamanho médio do fragmento, índice de proximidade, índice de forma, distância média do vizinho mais próximo) e espaciais (latitude, longitude) foi avaliado se a estrutura de metacomunidades (escores da análise) era consistente com um gradiente de paisagem por meio de Correlação de Spearman.

O mesmo conjunto de variáveis de paisagem selecionados nos capítulos 2 e 3 foi utilizado em uma análise exploratória de Partição de Variância, baseada em 4 partições (Composição e Configuração do Habitat e das Classes de Matriz), buscando explorar como a composição de morcegos (identidade das espécies e abundâncias) responde a variação na paisagem. As partições das variáveis de paisagem estão divididas em Composição do Habitat (Caf/%Floresta, NumPf/Número de Fragmentos, MPSf/Tamanho Médio de Fragmentos), Configuração do Habitat (MSIf/Forma dos Fragmentos, MPIf/Proximidade dos fragmentos, MNNf/Distancia Média dos fragmentos mais próximos), Composição das Classes de Matriz (Cam/% Matriz, Cau/% vegetação arbustiva, Cad/% vegetação alterada), e Configuração das Classes de Matriz (MPIm/ Proximidade de áreas de matriz, MPIu/ Proximidade de áreas de vegetação arbustiva, MPId/ proximidade de vegetação alterada).

A abordagem de partição de variância é uma análise exploratória, que difere das seleções de modelos, pois seu objetivo não é predição e sim, o entendimento do sistema. Desta forma, pode-se utilizar muitas variáveis simultaneamente, e devido ao caráter exploratório, a significância considerada para o modelo global será menos conservadora ( $p < 0.1$ ). Essa análise foi realizada usando a função *varpart* do pacote Vegan (Oksanen et al. 2013) no software R (R Development Core Team 2013). Esta análise permitiu particionar a influência destes 4 conjuntos de variáveis de paisagem. A função *varpart* utiliza uma análise de redundância (RDA, pacote Vegan) para encontrar o poder de explicação das quatro partições da paisagem para a matriz resposta (composição de

espécies). Posteriormente, testa-se a significância de cada partição pela função *anova*, com os dados da RDA e calcula-se o  $R^2$  ajustado para cada parte.

### 4.3. Resultados

A estrutura de metacomunidade encontrada nas análises foi a de morcegos herbívoros (nectarívoros e frugívoros) com um padrão *Quasi-Clementsiano*, ou parcialmente compartimentado. Entretanto na análise sazonal deste grupo, herbívoros de cada estação não evidenciaram nenhum padrão. As metacomunidades baseadas em todos os morcegos filostomídeos e somente animalívoros apresentaram uma estrutura aleatória, de forma geral e também nas análises sazonais (Tabela 4-1, Figura 4-3).

As metacomunidades analisadas, são resultado de um esforço amostral total de 207.360 m<sup>2</sup>.h, que permitiu a captura de 1.638 filostomídeos representando 43 espécies em 24 sítios no sudeste da Amazônia Brasileira (96 noites, 8640 m<sup>2</sup>.h / sítio). A riqueza variou de 8-20 espécies, e a abundância entre 22-154 indivíduos. Um total de 1488 morcegos herbívoros de 27 espécies (88% da abundância e 63% da riqueza de espécies) e 195 animalívoros de 16 espécies foram registrados.

A análise de AEM para distribuição de herbívoros apresentou coerência significativa ( $p = 0.002$ ), o que excluiu a possibilidade de uma estrutura de tabuleiro de damas. No segundo passo da análise a substituição de espécies não foi significativa, o resultado indicou uma *Quasi-Estrutura*, e essa substituição foi positiva, ou seja, maior que ao acaso ( $1315 > 1168$ , Tabela 4-1). Finalizando a AEM, o teste para limites coincidentes de distribuição de espécies, apresentou um índice de Morisita mais que 1, levando a uma estrutura *Quasi-Clementsiana*.

Tabela 4-1. Análise de Elementos da Metacomunidade com abordagem hierárquica, apresentando dados de coerência, turnover e coincidência de limites das distribuições de espécies para morcegos filostomídeos, herbívoros e animalívoros em todas as estações.

	Coerência				Substituição de Espécies ( <i>Turnover</i> )				Coincidência de Limites de Distribuição de Espécies		
	Número de falsas Ausências	$p$	Média	dp	Número de Substituições	$p$	Média	dp	Índice de Morisita	$p$	Padrão com melhor ajuste para as distribuições
Morcegos	298	0,48	310	18,4	1955	0,42	2622	843,7	<b>1,572</b>	<b>0,003</b>	Aleatório
M. seca	347	0,17	317	21,8	2860	0,38	3908	1199	<b>1,36</b>	<b>0,049</b>	Aleatório
M. chuva	293	0,46	321	25,9	4053	0,63	4709	1384	<b>1,85</b>	<b>&lt; 0,0001</b>	Aleatório
Herbívoros	<b>121</b>	<b>0,002</b>	<b>162</b>	<b>13,8</b>	1315	0,72	1178	385	<b>1,66</b>	<b>0,0002</b>	Quasi-Clementsiano
H. seca	151	0,15	169	12,8	1864	0,41	1477	479	1,07	0,265	Aleatório
H. chuva	146	0,24	166	17,9	923	0,08	2040	647	1,56	<b>0,0007</b>	Aleatório
Animalívoros	90	0,53	84,59	8,73	721	0,23	1079	303	<b>1,24</b>	<b>0,03</b>	Aleatório
A. seca	74	0,13	59,48	9,82	1075	0,8	1015	243	<b>1,88</b>	<b>&lt; 0,0001</b>	Aleatório
A. chuva	71	0,44	62,45	11,08	711	0,1	1196	297	1,08	0,16	Aleatório

As análises foram realizadas para todos os morcegos da família Phyllostomidae, para as duas grandes guildas e posteriormente para estações seca e chuvosa em cada um destes grupos. Os resultados significativos ( $p < 0,05$  estão em negrito). Desvio padrão (dp)

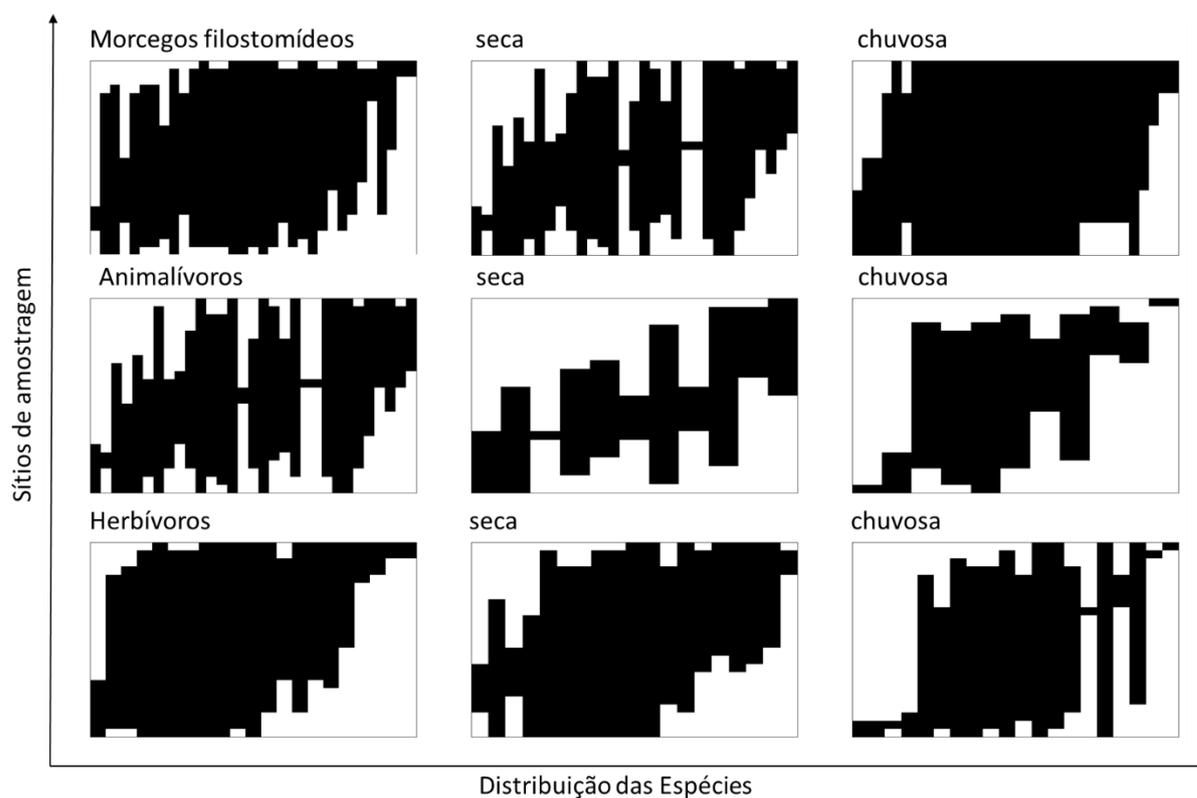


Figura 4-3. Representação gráfica da reordenação das espécies nos sítios de amostragem, segundo escores da Análise de Metacomunidade.

A metacomunidade de herbívoros não foi associada a nenhum gradiente ambiental latente das métricas de paisagem, quando avaliada pelo teste de correlação de Spearman. Contudo, a metacomunidade de herbívoros foi associada com a latitude

(Correlação de Spearman = 0,4;  $p = 0,05$ ), um substituto para distância das populações-fonte ao norte da área de estudo (grande maciço de florestas não perturbadas). Além disso, a análise exploratória de Partição da Variância mostrou que a variação na composição de morcegos herbívoros (ponderada pela abundância) foi associada com algumas características da paisagem (Modelo Global:  $p = 0,092$ ;  $R^2_{aj} = 0,46$ ), principalmente devido a Composição do Habitat ( $p = 0,036$ ;  $R^2_{aj} = 0,51$ ) (Figura 4-4). A composição do habitat diz respeito à quantidade de floresta (Caf), número de fragmentos florestais (NumPf), e tamanho médio de fragmentos (MPSf). Assim, fica estabelecida a estruturação da metacomunidade de herbívoros, *Quasi-Clemensiana* (semi-compartimentada), através de um gradiente de quantidade de habitat.

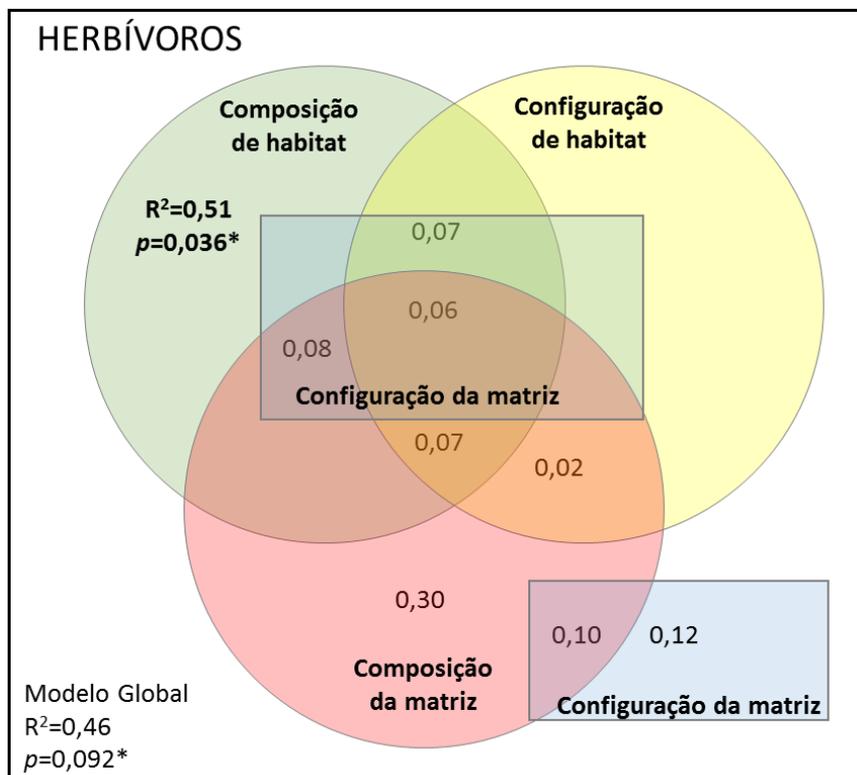


Figura 4-4. Diagrama de Venn indicando a fração de explicação exclusiva e compartilhada das quatro partições das métricas de paisagem (Análise de Partição de Variância) na composição de morcegos herbívoros. Valores indicados representam o  $R^2$  ajustado para cada partição.

#### 4.4. Discussão

As metacomunidades baseadas em todos os morcegos e somente carnívoros evidenciaram uma estrutura aleatória. Em contraste, a distribuição de herbívoros (nectarívoros e frugívoros) indicou uma estrutura *Quasi-Clementsiana*, sugerindo que a maioria das espécies está respondendo ao mesmo gradiente ambiental latente. Esta organização compartimentada ocorre porque espécies que formam agrupamentos utilizam recursos semelhantes. Se as espécies respondem ao mesmo gradiente, os sítios foram ordenados pela similaridade nas variáveis ambientais, não devendo haver interrupções na distribuição das espécies.

Dentro da discussão sobre padrões de distribuição de espécies e fragmentação, esperava-se que este processo de alteração de habitats naturais levasse a um padrão aninhado de ocorrência de espécies (Patterson & Atmar 1986). Isso ocorreria porque fragmentos de um habitat original contínuo teriam o mesmo conjunto inicial de espécies, onde a matriz seria impermeável impedindo imigrações. Além disso, a ordem de extinções seria a mesma para todos os fragmentos, com velocidade de extinção maior em fragmentos menores. Entretanto, estes fragmentos no limite sul da Amazônia apresentaram uma distribuição de espécies de morcegos ao longo de gradiente, mais agrupada do que o esperado ao acaso, e com limites de distribuição coincidentes; indicando que as espécies podem compartilhar uma história evolutiva comum, possuir relações ecológicas interdependentes e/ou barreiras à dispersões comuns (Clements 1916).

O fato das análises não encontrarem subconjuntos aninhados para as metacomunidades de morcegos vai em caminho oposto ao observado em diversos estudos que usaram análises de aninhamento para vários táxons, incluindo morcegos, em paisagens antrópicas (Meyer & Kalko 2008b, Struebig et al. 2008, Louzada et al. 2010). Mas, para um padrão aninhado ocorrer seria necessária uma fonte comum de espécies, uma estrutura florestal semelhante entre os sítios, e uma hierarquia das relações de nicho das espécies (Patterson & Brown 1991, Wright et al. 1997). Considerando as análises de estrutura florestal do primeiro capítulo e as métricas de paisagens usadas nos demais capítulos, é fato que os sítios são muito variados em sua estrutura de vegetação e paisagem, assim o padrão aninhado não poderia ocorrer. Outra razão para ausência de aninhamento, é que em ambientes alterados antropicamente não é possível o estabelecimento de uma estrutura hierárquica de nicho entre as espécies,

visto que estas se adaptam a sua dependência da floresta ou tolerância e até preferência por ambientes alterados (florestas secundárias, plantações, pomares, bordas de mata).

Na estruturação da metacomunidade de herbívoros, dois gradientes ficaram evidenciados para a metacomunidade de herbívoros, primeiramente o gradiente latitudinal, onde a latitude explicou a ordenação dos escores da AEM (Correlação de Spearman = 0,4;  $p = 0,05$ ), o que provavelmente ocorreu pela presença dos grandes maciços florestais ao norte da área de estudo, acima do Rio Teles Pires, Estado do Pará. A latitude é um substituto para distância das populações-fonte ao norte da área de estudo (grande maciço de florestas não perturbadas). Esta extensa área contínua de floresta provavelmente age como fonte de espécies, sugerindo a existência de uma dinâmica fonte-dreno nas comunidades locais dos fragmentos analisados (Leibold et al. 2004). O segundo gradiente, foi registrado na abordagem de partição de variância, onde a composição de herbívoros foi explicada pela composição do habitat ( $p = 0,036$ ;  $R^2_{aj} = 0,51$ ), ou seja, a estruturação da metacomunidade de herbívoros seria devido ao gradiente de quantidade e densidade de fragmentos florestais.

A estrutura encontrada para a metacomunidade de morcegos herbívoros é *Quasi-Clementsiana*, ou seja, parcialmente compartimentada. Quando se trabalha com metacomunidades, deve-se olhar atentamente para os pequenos grupos que divergem do agrupamento principal com determinado padrão. No caso de habitats modificados, algumas espécies podem forragear em ambientes abertos e outras podem ser mais sensíveis à fragmentação de habitats. Das espécies que apresentaram diferentes padrões de ocorrência entre os sítios mais ou menos alterados, *Chiroderma trinitatum*, *Vampyressa pusilla* e *Platyrrhinus brachycephallus* ocorreram somente nos sítios menos alterados ( $50\% < \text{cobertura florestal} < 80\%$  da paisagem; sítios: 1, 3, 4, 15-18, 21 e 22); e as espécies *Artibeus concolor*, *Dermanura anderseni*, *Dermanura glauca*, *Lichonycteris obscura* e *Platyrrhinus lineatus* ocorreram somente nos sítios mais alterados ( $\text{cobertura florestal} < 50\%$ ; sítios: 2, 6-14, 19-24).

Quando observamos as variações na escala espacial de análise de metacomunidades, temos a escala ecológica (ecologia da paisagem e fragmentos florestais) e escala biogeográfica (ampla, de uma região ou bioma). A maioria dos estudos com metacomunidades de morcegos analisa sítios que abrangem grandes escalas: no Paraguai, as metacomunidades apresentaram redes compartimentadas

clementsianas (Presley et al. 2009); nas Grandes Antilhas, um padrão aninhado (Presley & Willig 2010); e no México, o padrão encontrado foi Clementsiano ou parcialmente compartimentado, associado a umidade, altitude e vegetação (López-González et al. 2012).

Estudos recentes sobre metacomunidades de morcegos em escalas ecológicas encontraram um padrão aninhado para a metacomunidade de morcegos na caatinga brasileira, causado pela colonização diferencial devido aos morcegos herbívoros (Sá-Neto 2012), e metacomunidades de morcegos na Costa Rica, mediadas pela utilização diferencial de recursos com padrões de distribuição sazonal-específico e guilda-específico (Cisneros et al. 2015). No presente estudo encontrou-se uma metacomunidade *Quasi*-clementsiana de morcegos herbívoros nessa mesma escala.

Poucos estudos de metacomunidade enfocam a variação temporal nas análises. No estudo da Costa Rica (Cisneros et al. 2015), morcegos filostomídeos e frugívoros apresentaram estrutura Gleasoniana na estação seca e Clementsiana na estação chuvosa; enquanto animalívoros tiveram estrutura de tabuleiro de damas na estação seca e aleatória na estação chuvosa (Cisneros et al. 2015). Nos sítios amostrados da Amazônia no presente estudo, não foi registrada variação sazonal na estrutura das metacomunidades.

Morcegos têm grande capacidade de dispersão, e algumas vezes as métricas de paisagem usuais podem não ser as melhores preditoras para composição de espécies em pequenas escalas. Entretanto, a metacomunidade de morcegos herbívoros apresentou uma estrutura parcialmente compartimentada ou *Quasi*-Clementsiana, explicada por pela latitude e a composição de habitat (quantidade e densidade de fragmentos florestais). Assim, espera-se que uma paisagem fragmentada próxima a uma extensa área contínua de floresta preservada não sofra extinções locais, mas a abundância das espécies se altera em resposta a fragmentação e perda de habitat.

#### **4.5. Referências**

BERNARD, E., DA CUNHA TAVARES, V. & SAMPAIO, E. 2011. Compilação atualizada das espécies de morcegos (Chiroptera) para a Amazônia

- Brasileira/Updated compilation of bat species (Chiroptera) for the Brazilian Amazonia. *Biota Neotropica*. 11 (1): 1.
- BIANCONI, G.V., MIKICH, S.B. & PEDRO, W.A. 2004. Diversidade de mor sidade de mor sidade de morcegos (Mammalia, os (Mammalia, os (Mammalia, Chiroptera) em remanescentes emanescents florestais do m estais do m estais do município de Fênix, unicípio de Fênix, unicípio de Fênix, noroeste do Par oeste do Par oeste do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira De Zoologia*. 21 (4): 943-954.
- BONACCORSO, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community.
- CISNEROS, L.M., FAGAN, M.E. & WILLIG, M.R. 2015. Effects of human- modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions*. 21 (5): 523-533.
- CLEMENTS, F.E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington.
- DALLAS, T. 2013. metacom: Analysis of the “elements of metacommunity structure”. R package version 1.2.
- DÍAZ, M., AGUIRRE, L. & BARQUEZ, R. 2011. Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica. Key to the bats of south cone of South America (Argentina-Bolivia-Chile-Paraguay-Uruguay). Centro de Estudios de Biología Teórica y Aplicada, Cochabamba, Bolivia. 104.
- FAHR, J. & KALKO, E.K. 2011. Biome transitions as centres of diversity: habitat heterogeneity and diversity patterns of West African bat assemblages across spatial scales. *Ecography*. 34 (2): 177-195.
- GARDNER, A.L. 2007. Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. University of Chicago Press, Chicago.
- GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 7-26.
- GORRESEN, P.M. & WILLIG, M.R. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*. 85 (4): 688-697.
- GOTELLI, N.J. 2000. Null model analysis of species co- occurrence patterns. *Ecology*. 81 (9): 2606-2621.

- HOLYOAK, M., LEIBOLD, M.A. & HOLT, R.D. 2005. Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities. University of Chicago Press.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*. 93 (870): 145-159.
- INPE, P.P. 2011. Monitoramento da cobertura florestal da Amazônia por satélites. Sistemas PRODES, DETER, DEGRAD e queimadas.
- KREBS, C.J. 1972. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row Publishers, New York, p.678.
- LEIBOLD, M. & MILLER, T. 2004. From metapopulations to metacommunities. In Ecology, genetics, and evolution of metapopulations (I. Hanski & O.E. Gaggiotti eds). Elsevier/Academic Press, Amsterdam, p.133-150.
- LEIBOLD, M.A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J.M., HOOPEES, M.F., HOLT, R.D., SHURIN, J.B., LAW, R. & TILMAN, D. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi- scale community ecology. *Ecology Letters*. 7 (7): 601-613.
- LEIBOLD, M.A. & MIKKELSON, G.M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta- community structure. *Oikos*. 97 (2): 237-250.
- LEWINSOHN, T.M., INÁCIO PRADO, P., JORDANO, P., BASCOMPTE, J. & MOLESEN, J. 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos*. 113 (1): 174-184.
- LIM, B.K. & ENGSTROM, M.D. 2001. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in Iwokrama Forest, Guyana, and the Guianan subregion: implications for conservation. *Biodiversity & Conservation*. 10 (4): 613-657.
- LIM, B.K. & ENGSTROM, M.D. 2005. Mammals of Iwokrama forest. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 154 71-108.
- LÓPEZ- GONZÁLEZ, C., PRESLEY, S.J., LOZANO, A., STEVENS, R.D. & HIGGINS, C.L. 2012. Metacommunity analysis of Mexican bats: environmentally mediated structure in an area of high geographic and environmental complexity. *Journal of Biogeography*. 39 (1): 177-192.
- LOUZADA, J., GARDNER, T., PERES, C. & BARLOW, J. 2010. A multi-taxa assessment of nestedness patterns across a multiple-use Amazonian forest landscape. *Biological conservation*. 143 (5): 1102-1109.

- MEYER, C.F. & KALKO, E.K. 2008. Bat assemblages on Neotropical land- bridge islands: nested subsets and null model analyses of species co- occurrence patterns. *Diversity and Distributions*. 14 (4): 644-654.
- MICHALSKI, F., PERES, C.A. & LAKE, I.R. 2008. Deforestation dynamics in a fragmented region of southern Amazonia: evaluation and future scenarios. *Environmental Conservation*. 35 (02): 93-103.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F.G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P.R., O'HARA, R.B., SIMPSON, G.L., SOLYMOS, P., STEVENS, M.H.H. & WAGNER, H. 2013. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-6
- PATTERSON, B.D. & ATMAR, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*. 28 (1- 2): 65-82.
- PATTERSON, B.D. & BROWN, J.H. 1991. Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *Journal of Biogeography*. 395-402.
- PRESLEY, S.J., HIGGINS, C.L., LÓPEZ-GONZÁLEZ, C. & STEVENS, R.D. 2009. Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: multiple gradients require analysis of multiple ordination axes. *Oecologia*. 160 (4): 781-793.
- PRESLEY, S.J., HIGGINS, C.L. & WILLIG, M.R. 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*. 119 (6): 908-917.
- PRESLEY, S.J. & WILLIG, M.R. 2010. Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. *Global Ecology and Biogeography*. 19 (2): 185-199.
- R Development Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <<http://www.r-project.org>>.Rahbek 2005
- REX, K., KELM, D.H., WIESNER, K., KUNZ, T.H. & VOIGT, C.C. 2008. Species richness and structure of three Neotropical bat assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society*. 94 (3): 617-629.
- SÁ-NETO, R.J. 2012. Partição de Diversidade de Morcegos em Múltiplas Escalas de Paisagem. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília.

- SIMMONS, N.B. & VOSS, R.S. 1998. Mammals of Paracou, French Guiana, a neotropical lowland rainforest fauna: Bats. American Museum of Natural History. 237-219.
- STRAUBE, F.C. & BIANCONI, G.V. 2002. Sobre a grandeza ea unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. Chiroptera Neotropical. 8 (1-2): 150-152.
- STRUEBIG, M.J., KINGSTON, T., ZUBAID, A., MOHD-ADNAN, A. & ROSSITER, S.J. 2008. Conservation value of forest fragments to Palaeotropical bats. Biological conservation. 141 (8): 2112-2126.
- ULRICH, W., ALMEIDA- NETO, M. & GOTELLI, N.J. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. Oikos. 118 (1): 3-17.
- WILLIG, M.R., PRESLEY, S.J., BLOCH, C.P., HICE, C.L., YANOVIK, S.P., DÍAZ, M.M., CHAUCA, L.A., PACHECO, V. & WEAVER, S.C. 2007. Phyllostomid bats of lowland Amazonia: effects of habitat alteration on abundance. Biotropica. 39 (6): 737-746.
- WRIGHT, D.H., PATTERSON, B.D., MIKKELSON, G.M., CUTLER, A. & ATMAR, W. 1997. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. Oecologia. 113 (1): 1-20.

## 4.6. Material Suplementar

S 14. Composição de espécies de morcegos filostomídeos em 24 sítios em paisagem fragmentada no sul da Amazônia. Guildas estão apresentadas separadamente: Herbívoros (H) e Animalívoros (A).

#	Espécies	Guilda	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	A14	A15	A16	A17	A18	A19	A20	A21	A22	A23	A24
1	<i>Artibeus concolor</i>	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
2	<i>Artibeus lituratus</i>	H	7	1	0	5	3	2	3	4	0	3	4	0	5	1	2	3	7	2	0	8	2	0	0	1
3	<i>Artibeus obscurus</i>	H	5	0	6	12	0	1	3	15	1	2	0	0	1	3	1	3	0	0	5	1	4	1	0	0
4	<i>Artibeus planirostris</i>	H	10	1	8	14	1	7	0	21	7	0	1	10	1	1	1	3	4	3	2	13	13	1	3	3
5	<i>Dermanura anderseni</i>	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	<i>Dermanura cinerea</i>	H	2	3	2	0	1	4	1	1	0	0	4	0	2	3	0	1	2	0	1	1	1	2	3	6
7	<i>Dermanura gnoma</i>	H	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
8	<i>Dermanura glauca</i>	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	<i>Carollia brevicauda</i>	H	2	3	8	0	0	6	1	16	15	0	2	0	18	13	5	0	0	2	2	5	9	2	2	6
10	<i>Carollia castanea</i>	H	1	0	0	0	0	2	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
11	<i>Carollia perspicillata</i>	H	35	27	16	23	9	65	17	35	14	20	21	13	101	119	13	31	19	8	12	25	14	17	25	35
12	<i>Chiroderma trinitatum</i>	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0
13	<i>Choeroniscus minor</i>	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
14	<i>Glossophaga soricina</i>	H	0	1	6	1	0	0	0	1	1	3	3	0	4	1	0	1	1	0	0	1	1	0	10	2
15	<i>Lichonycteris obscura</i>	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
16	<i>Lonchophylla thomasi</i>	H	3	2	7	2	0	0	0	1	0	2	0	0	2	1	0	4	3	3	0	2	3	2	0	3
17	<i>Mesophylla macconnelli</i>	H	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	10
18	<i>Platyrrhinus brachycephallus</i>	H	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	<i>Platyrrhinus incarum</i>	H	0	1	0	2	0	4	2	1	1	1	4	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	5	0	3
20	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	<i>Rhinophylla fischeriae</i>	H	0	1	0	0	0	0	5	1	0	0	6	0	0	1	4	2	1	0	0	0	0	0	4	1
22	<i>Rhinophylla pumilio</i>	H	16	5	4	8	2	2	0	1	1	2	3	0	1	1	9	14	10	9	6	5	12	6	7	7
23	<i>Sturnira tildae</i>	H	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0
24	<i>Uroderma bilobatum</i>	H	1	0	2	6	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	5	0	0	0	1	1	5	3	3
25	<i>Uroderma magnirostrum</i>	H	0	1	1	0	0	0	0	0	2	3	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2
26	<i>Vampyressa pusilla</i>	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
27	<i>Vampyrodes caraccioli</i>	H	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Abundância de herbívoros			82	46	61	78	16	94	32	102	44	36	52	26	145	148	40	63	58	28	30	63	60	39	60	85
Riqueza de herbívoros			10	11	11	13	5	10	7	13	9	8	13	4	17	14	11	10	14	7	8	11	10	10	9	15
28	<i>Desmodus rotundus</i>	A	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	3	0	1	4	0	0	0	1
29	<i>Lamproncyteris brachyotis</i>	A	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	4	0	2	0	0	0	1	0	0	0
30	<i>Lophostoma brasiliense</i>	A	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1
31	<i>Lophostoma carrikeri</i>	A	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32	<i>Lophostoma silvicolum</i>	A	4	1	0	3	1	1	0	0	2	2	2	8	2	2	5	1	2	0	1	0	2	2	2	0
33	<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34	<i>Micronycteris microtis</i>	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
35	<i>Micronycteris minuta</i>	A	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
36	<i>Mimon crenulatum</i>	A	4	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	4	4	0
37	<i>Phylloderma stenops</i>	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
38	<i>Phyllostomus elongatus</i>	A	3	0	1	4	3	2	2	1	2	0	1	2	6	1	0	0	2	1	4	0	4	1	4	3
39	<i>Phyllostomus hastatus</i>	A	1	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
40	<i>Tonatia saurophila</i>	A	2	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	4	7	0	0	0	0
41	<i>Trachops cirrhosus</i>	A	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	0	0	0	2	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0
42	<i>Trinycteris nicefori</i>	A	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
43	<i>Vampyrum spectrum</i>	A	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abundância de animalívoros			16	3	2	15	6	4	7	4	10	6	7	12	9	5	11	4	13	3	6	10	16	7	11	8
Riqueza de animalívoros			7	3	2	7	4	3	4	4	6	3	4	4	3	3	4	3	6	3	3	4	6	3	4	6
<b>Abundância total</b>			<b>98</b>	<b>49</b>	<b>63</b>	<b>93</b>	<b>22</b>	<b>98</b>	<b>39</b>	<b>106</b>	<b>54</b>	<b>42</b>	<b>59</b>	<b>38</b>	<b>154</b>	<b>153</b>	<b>51</b>	<b>67</b>	<b>71</b>	<b>31</b>	<b>36</b>	<b>73</b>	<b>76</b>	<b>46</b>	<b>71</b>	<b>93</b>
<b>Riqueza total</b>			<b>17</b>	<b>14</b>	<b>13</b>	<b>20</b>	<b>9</b>	<b>13</b>	<b>11</b>	<b>17</b>	<b>15</b>	<b>11</b>	<b>17</b>	<b>8</b>	<b>20</b>	<b>17</b>	<b>15</b>	<b>13</b>	<b>20</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>13</b>	<b>13</b>	<b>21</b>

S 15. Métricas de paisagem em cinco escalas para 24 sítios de uma área fragmentada no sul da Amazônia, já escalonadas por escore de Z e sob tratamento de resíduos que tira influência de área de floresta (Caf) sobre as outras métricas.

Sítio	Lat	Long	Caf	NumPf	MPSf	MSif	MPIf	MNNf	Cam	Cau	Cad	MPIIm	MPIu	MPIId	SDI
A1	-9,878	-56,296	0,567	-0,272	-0,685	0,131	-0,233	0,118	0,294	-0,161	-0,248	-0,383	-0,242	-0,301	0,691
A2	-9,879	-56,303	0,418	0,618	-0,778	-0,196	1,107	-0,518	0,295	-0,612	-0,182	-0,632	-0,272	-0,576	0,568
A3	-9,898	-56,300	0,644	1,334	-2,057	2,654	1,860	0,181	0,248	-0,460	-0,225	0,264	-0,236	-0,075	0,315
A4	-9,906	-56,305	0,744	0,291	-1,397	0,184	2,812	0,435	0,066	-0,308	-0,020	-0,116	-0,219	0,224	-0,624
A5	-9,958	-55,951	0,684	-0,581	1,102	-0,742	-0,875	0,068	0,271	-0,309	-0,225	-0,223	-0,229	0,044	-0,003
A6	-9,950	-55,958	0,164	-0,870	0,758	0,985	-0,530	-0,355	0,909	-0,915	-0,728	0,326	-0,314	-0,690	-1,962
A7	-9,958	-56,048	0,396	1,228	-0,778	0,131	1,197	-0,505	-0,091	2,981	-0,318	-0,244	-0,035	-0,603	1,025
A8	-9,954	-56,061	0,436	-0,687	-0,158	-0,594	1,436	-0,529	0,136	0,286	-0,182	-0,605	-0,248	-0,113	0,877
A9	-9,942	-55,927	0,262	-0,559	0,257	0,362	0,192	-0,035	-2,408	-0,315	2,444	-0,054	-0,296	0,959	0,675
A10	-9,943	-55,910	0,464	-0,598	-0,270	-1,033	-0,166	-0,250	0,249	2,982	-0,680	-0,034	4,654	-0,569	0,922
A11	-9,924	-56,041	0,322	1,674	-0,402	0,914	0,169	-0,368	-1,181	-0,763	1,312	3,766	-0,288	1,876	0,739
A12	-9,916	-56,038	0,193	-0,097	0,501	0,825	0,034	-0,751	0,977	-0,166	-0,977	-0,979	-0,202	-0,833	-1,568
A13	-9,824	-55,933	0,267	1,499	-0,060	-0,725	-0,064	-0,728	-2,499	0,134	2,489	-0,752	-0,207	3,598	0,828
A14	-9,814	-55,931	0,374	-0,884	0,092	-0,095	-0,609	0,043	-0,637	-0,463	0,497	-0,127	-0,275	-0,406	0,798
A15	-9,643	-55,934	0,782	-0,270	1,030	-0,973	-0,936	0,375	-0,093	-0,308	0,139	-0,072	-0,213	0,314	-1,357
A16	-9,640	-55,944	0,730	-0,435	1,069	1,912	-0,904	0,212	-1,092	-0,309	1,135	-0,152	-0,222	0,262	-0,447
A17	-9,664	-55,967	0,700	-0,530	1,089	1,087	-0,885	0,118	-0,320	-0,309	0,387	-0,198	-0,227	0,197	0,120
A18	-9,673	-55,962	0,784	-0,264	1,030	-1,436	-0,937	0,381	-0,047	-0,308	0,093	-0,069	-0,213	0,319	-1,513
A19	-9,977	-56,413	0,488	-1,203	1,247	-0,974	-0,754	-0,545	0,930	-0,312	-0,861	-0,525	-0,180	-0,529	0,195
A20	-9,980	-56,403	0,423	-1,409	1,293	-0,493	-0,714	-0,749	1,158	-0,013	-1,133	-0,625	-0,245	-0,717	-0,192
A21	-9,969	-56,438	0,510	2,271	-1,576	-0,457	0,083	-0,245	0,567	0,886	-0,702	-0,491	0,327	-0,394	0,593
A22	-9,966	-56,447	0,547	1,027	-1,503	0,220	0,047	-0,102	0,362	0,288	-0,384	1,238	-0,050	-0,292	0,708
A23	-9,781	-55,924	0,471	-0,576	-0,303	-0,920	-0,744	-0,598	0,181	-0,612	-0,068	1,631	-0,264	-0,444	0,748
A24	-9,788	-55,926	0,215	-0,708	0,501	-0,766	-0,585	4,348	1,726	-0,914	-1,565	-0,945	-0,305	-1,250	-2,139

Latitude (Lat), Longitude (Long), Área de Floresta (Caf), Número de Fragmentos (NumPf), Tamanho Médio dos Fragmentos (MPSf), Índice de Forma dos Fragmentos (MSif), Índice de proximidade de área florestada (MPIf), Distancia Media do fragmento mais próximo (MNNf), Area de matriz (Cam), Área de vegetação em rebrota/ arbustiva (Cau), Índice de proximidade de área de matriz (MPIIm), Índice de proximidade de área de vegetação em rebrota/ arbustiva (MPIu), Índice de proximidade de área alterada (MPIId), e Índice de Diversidade de Shannon para paisagem (SDI)

## 5. CONCLUSÕES

Em um mundo cada vez mais fragmentado devido ao desmatamento e degradação de florestas tropicais, é preciso saber como animais que prestam serviços ecossistêmicos, respondem a essas alterações. Neste contexto, na presente tese pudemos concluir que:

- A estrutura da vegetação pode ser usada na avaliação de habitats adequados para morcegos.
- Copas mais altas e fechadas tendem a aumentar a diversidade taxonômica e filogenética de morcegos em um fragmento.
- Florestas com árvores grandes e copas fechadas aumentam a persistência de polinizadores e dispersores de sementes.
- Frugívoros de dossel são mais abundantes em paisagens heterogêneas e com grandes porcentagens de floresta, respondendo em quase todas as escalas.
- A persistência de polinizadores está associada a diversidade da paisagem, não sendo tolerantes ao isolamento e grandes porções de matriz, com respostas até 3 km.
- Onívoros, controladores de populações de artrópodes, estão relacionados à matriz e vegetação arbustiva, com respostas somente na maior escala (5 km).
- Alguns morcegos são sensíveis ao desmatamento e outros não, e suas repostas à alteração do habitat variam entre as espécies e com a escala espacial.
- A área de floresta em um raio de 1 km é extremamente importante para garantir a conservação da diversidade taxonômica e filogenética de morcegos em áreas fragmentadas da Amazônia.
- A abundância total de morcegos em cada sítio é afetada pela paisagem em todas as escalas de maneiras muito diferenciadas, o que demonstra as formas complexas em que perturbação antrópica pode afetar cada espécie de morcego.
- O estudo reforça a ideia da relação espécie-área, visto que a quantidade de habitat é um determinante da diversidade taxonômica e filogenética de morcegos em áreas fragmentadas da Amazônia.

- O uso da Análise de Elementos de Metacomunidade (AEM) associada a partição de variância permitiu verificar padrões na distribuição das espécies e possíveis gradientes ambientais estruturadores.
- As metacomunidades de morcegos filostomídeos e de morcegos carnívoros apresentam estrutura aleatória.
- A composição de morcegos herbívoros (nectarívoros e frugívoros) indicou uma estrutura de Metacomunidade Quasi-Clemensiana,
- A metacomunidade de herbívoros foi determinada pela latitude, um substituto para distância das populações-fonte ao norte da área de estudo (grande maciço de florestas não perturbadas).
- Características da paisagem parecem afetar a composição de espécies de herbívoros, principalmente devido a composição do habitat (quantidade e densidade de fragmentos florestais).
- Esses resultados indicam que comunidades em uma paisagem fragmentada próxima a uma extensa área de floresta preservada não sofrem extinções locais, mas a abundância das espécies se altera em resposta à fragmentação e perda de habitat.
- Essa tese, de forma geral, indica que morcegos têm respostas à paisagem muito complexas, variadas e dependentes de escala, o que leva a ausência de padrões em várias métricas de comunidades.
- Ainda assim, ressalta-se a importância de se usar diversidade taxonômica e filogenética obtidas pelos números de Hill (diversidade verdadeira/ valor da entropia), pois estas sim são afetadas tanto pela paisagem quanto pela estrutura da vegetação, e são importantes para estudos de conservação.
- Complementando, estudos de comunidades, devem incluir além das métricas de diversidade mencionadas, a abordagem de metacomunidades que se mostrou útil para indicar um gradiente estruturador não verificado em outras abordagens.