



Universidade Federal de Minas Gerais  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia,  
Conservação e Manejo da Vida Silvestre



## **Morcegos em Florestas Tropicais Secas Brasileiras**

Belo Horizonte  
Dezembro 2015

Universidade Federal de Minas Gerais  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia,  
Conservação e Manejo da Vida Silvestre

## **Morcegos em Florestas Tropicais Secas Brasileiras**

Luiz Alberto Dolabela Falcão

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para a obtenção do título de doutor em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

Orientador: Dr. Adriano Pereira Paglia  
Co-orientador: Dr. Geraldo Wilson Fernandes

Belo Horizonte  
Dezembro 2015

## **AGRADECIMENTOS**

Eu me considero um cara de sorte! Por diversas vezes me vi no lugar certo, na hora certa, o que já me abriu diversas oportunidades. Entretanto, a maior sorte que tenho é ter tido a oportunidade de conviver com pessoas boas, muitas das quais hoje são meus amigos (as), torcem por mim e que sempre me apresentam novos caminhos e oportunidades. A todas essas pessoas, meu muitíssimo obrigado! Sem vocês nada disso seria possível!

Agradeço ao meu orientador Adriano Paglia, por topar de pronto me orientar e, mesmo quando distante, sempre se mostrar disponível para me ajudar no que fosse preciso. Agradeço ainda por aceitar, sem julgamentos, todas as escolhas que fiz durante o doutorado e nunca enxergar nisso um ponto negativo. Com certeza mais um exemplo de orientador que ajudará a construir o pesquisador/orientador que um dia pretendo ser. Agradeço também ao meu co-orientador Geraldinho por abrir as portas do PPG-ECMVS para mim e confiar em meu trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre por todo o conteúdo transmitido. Em especial ao professor Marco Mello, pelos ensinamentos repassados aos “aspiras” a cientistas, dentro e fora de sala de aula; e ao professor Frederico Neves, por me ajudar sempre que precisei, com seu jeito “sutil” de nos motivar e instigar a sermos sempre um pouco melhores. Agradeço também ao Fred e a Cris, sempre solícitos para resolver o que fosse preciso na secretaria da Pós, tornando tudo muito mais simples.

Aos amigos da Vila Parentoni e do Sindicatiz, grandes companheiros durante o período que vivi em Belo Horizonte.

À Maguina Beirão e Spixo, amigos de todas as horas e parceiros durante o doutorado.

Aos meus “orientadores vitalícios” de Montes Claros, Lemuel e Mário, que me acompanham nessa jornada desde a graduação, sempre me fornecendo oportunidades de crescer profissionalmente. Aos demais professores da Unimontes pela parceria de sempre.

Ao Pedro Vasconcelos, Maria Fernanda, e Hugo Neri pelo auxílio nos trabalhos de campo, triagem do material coletado e pelas demoradas discussões sobre todos os pertinentes assuntos que surgem durante um trabalho de campo.

Ao pessoal do Laboratório de Ecologia Evolutiva da Unimontes, em especial Jhonatan, Joselândio e Mariana, pelos momentos de discussões científicas e nada científicas, além de todo o apoio na elaboração da tese..

Ao meu pai, minha saudosa mãe, irmãs e sobrinhos (as)! Por que família não precisa estar sempre junta! Precisa se amar, respeitar e saber que se completam e se entendem mesmo sem trocar uma palavra! Vocês são minha base, os que me motivam a ir sempre em frente e com os quais quero sempre compartilhar meus momentos.

Aos meus amigos de Moc. Cada qual com seu jeito, cada um com suas virtudes e fraquezas são extremamente importantes para minha formação pessoal, e, por que não, profissional. Obrigado por nunca deixarem as coisas serem sérias demais ou profundas de menos em meu dia a dia! Vocês são especiais! *#tremendofeelings*

À Betania, a melhor companhia que eu poderia ter em todos os momentos da vida. Obrigado por me aturar e me tornar um cara melhor! Sem você, eu não seria nem um terço da pessoa que sou hoje!

Espero um dia poder retribuir a cada um de vocês à altura!

Muito obrigado!

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>7</b>
REFERÊNCIAS .....	10
<b>CAPÍTULO I.....</b>	<b>12</b>
<b>Effects of habitat structure, forest cover, and successional stage on the bat community of a tropical dry forest at different spatial scales.....</b>	<b>12</b>
ABSTRACT .....	13
INTRODUCTION.....	14
METHODS.....	17
Sampling Sites .....	17
Bat Captures and Statistical Analysis .....	18
RESULTS.....	21
DISCUSSION .....	23
ACKNOWLEDGMENTS.....	26
REFERENCES.....	27
<b>CAPITULO II .....</b>	<b>37</b>
<b>Efeitos da sucessão secundária e diversidade de plantas sobre a diversidade taxonômica, funcional e filogenética de morcegos .....</b>	<b>37</b>
<b>RESUMO .....</b>	<b>38</b>
INTRODUÇÃO .....	39
MATERIAIS E MÉTODOS .....	42
Áreas de amostragem.....	42
Amostragem de morcegos .....	43
Índices de diversidade .....	44
Análises estatísticas .....	45
RESULTADOS .....	47
DISCUSSÃO.....	53
REFERÊNCIAS .....	58
<b>CAPÍTULO III.....</b>	<b>64</b>
<b>Gargalos evolutivos são os principais responsáveis pela estruturação de uma rede de interação morcego -ectoparasito em áreas de floresta tropical seca .....</b>	<b>64</b>
RESUMO .....	65
INTRODUÇÃO .....	66
MATERIAIS E MÉTODOS .....	69
Área de estudo .....	69
Amostragem de morcegos e ectoparasitos.....	70

Análise dos dados .....	70
RESULTADOS .....	73
DISCUSSÃO.....	79
REFERÊNCIAS .....	83
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>89</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

A diversidade de guildas e a peculiaridade de alguns aspectos ecológicos, como mobilidade e metabolismo, fazem dos morcegos um importante grupo para estabelecimento e regulação de diversas interações ecológicas como dispersão de sementes, polinização, controle das populações de insetos e pequenos vertebrados, além de transmissão de patógenos (Patterson *et al.* 2003; Kunz *et al.* 2011). Os morcegos frugívoros, através da dispersão de sementes, possuem papel de destaque na regeneração em florestas tropicais (Muscarella and Fleming 2007) e são também responsáveis pela colonização de plantas em clareiras florestais, uma vez que dispersam sementes de espécies vegetais adaptadas ao crescimento em áreas perturbadas (Medellin and Gaona 1999; Muscarella and Fleming 2007). As espécies de morcegos nectarívoras participam do processo de polinização de centenas de espécies vegetais nos trópicos (Geiselman *et al.* 2009) e são considerados espécies-chave na reprodução cruzada de diversas espécies economicamente importantes nesta região (Quesada *et al.* 2001). Já para espécies de morcegos insetívoros, estudos demonstraram o papel desses animais no controle de insetos e redução da herbivoria em florestas tropicais, bem como seu elevado valor para a redução de danos na agricultura na América do Norte (Kalka *et al.* 2008; Böhm *et al.* 2011; Maas *et al.* 2013; Boyles *et al.* 2011).

Embora o número de publicações sobre os morcegos tenha crescido no Brasil nos últimos anos (Brito *et al.* 2009), somente 10% de todo território brasileiro pode ser considerado minimamente inventariado e, no que diz respeito aos biomas, nenhum atingiu este limiar (Bernard *et al.* 2010). Ainda de acordo com Bernard e colaboradores (2010), se o nível atual de produção de conhecimento for mantido, pelo menos 200 anos se passarão até

que fauna de morcegos brasileira seja minimamente conhecida. Não bastasse a falta de conhecimento sobre o grupo, a produção está concentrada em regiões específicas brasileiras, como áreas de Mata Atlântica (Brito *et al.* 2009; Bernard *et al.* 2010). Áreas de Cerrado e Caatinga figuram entre os biomas mais ameaçados no Brasil e, mesmo assim, são pouco conhecidas no que diz respeito à quiropterofauna (Bernard *et al.* 2010).

As florestas tropicais secas (FTS) brasileiras estão distribuídas de forma fragmentadas em todo território e inseridas, principalmente, nos domínios do cerrado e caatinga (Espírito-Santo *et al.* 2009). São áreas de vegetação florestal dominadas por espécies tipicamente decíduas, com média anual de temperatura maior ou igual a 25 °C, pluviosidade média entre 500 e 2000 mm, apresentando três ou mais meses com precipitação inferior a 100mm (Sanchez-Azofeifa *et al.* 2005). Atualmente, estima-se que esses ecossistemas atinjam uma extensão de 1.048.700 km<sup>2</sup>, sendo que mais da metade encontra-se na América do Sul e cerca de 98% sobre algum tipo de ameaça (Miles *et al.* 2006).

Áreas de floresta tropical seca são consideradas de grande importância biológica, entretanto ainda são as regiões menos estudadas em todo território brasileiro (Santos *et al.* 2011). Recentemente, mais estudos tem sido desenvolvidos com o objetivo de descrever e entender a dinâmica em florestas tropicais secas brasileiras (Neves *et al.* 2010, 2014; Espírito-Santo *et al.* 2009; Madeira *et al.* 2009; Pezzini *et al.* 2014). Entretanto, grande parte deste conhecimento é focado em plantas ou insetos, sendo poucos aqueles que utilizam vertebrados como modelos de estudo. Neste contexto, a presente tese busca descrever a comunidade de morcegos em florestas tropicais secas brasileiras e entender a relação destes com a dinâmica de sucessão secundária e interação parasito-hospedeiro.



No primeiro capítulo, apresento a relação entre a abundância e riqueza de morcegos e a sucessão secundária. Neste sentido, avaliei os efeitos da estrutura do habitat sobre a comunidade de morcegos tanto em escala local (parcelas) quanto na escala da paisagem (unidade de conservação). No segundo capítulo, avaliamos diferentes dimensões da diversidade (taxonômica, filogenética e funcional) de morcegos e plantas ao longo da sucessão e as relações entre elas. Testamos também a relação entre riqueza e diversidade funcional de morcegos a fim de avaliar os efeitos da perda de diversidade sobre os serviços ecossistêmicos prestados por este grupo em florestas tropicais secas. Por fim, no terceiro capítulo apresento uma descrição das relações entre morcegos e dípteros ectoparasitos sob a ótica das redes complexas. Especificamente, testei a influência da região de amostragem sobre a estrutura da rede e características das espécies que a compõe. Além disto, testei a influência da similaridade filogenética entre as espécies de morcegos sobre a comunidade de ectoparasitos associados a elas.

## REFERÊNCIAS

- Bernard, E., Aguiar, L. M. S., Machado, R. B. (2010) Discovering the Brazilian bat fauna: a task for two centuries? *Mamm. Rev.* **41**, 23–29.
- Böhm, S. M., Wells, K., Kalko, E. K. V (2011) Top-down control of herbivory by birds and bats in the canopy of temperate broad-leaved oaks (*Quercus robur*). *PLoS One*. **6**, e17857.
- Boyles, J. G., Cryan, P. M., Mccracken, G. F., Kunz, T. H. (2011) Economic Importance of Bats in Agriculture. *Science (80-. )*.
- Brito, D., Oliveira, L. C., Oprea, M., Mello, M. A. R. (2009) An overview of Brazilian mammalogy: trends, biases and future directions. *Zool. (Curitiba, Impresso)*. **26**, 67–73.
- Espírito-Santo, M. M., Sevilha, A. C., Anaya, F. C., Barbosa, R., Fernandes, G. W., Sanchez-Azofeifa, G. A., Scariot, A., Noronha, S. E. De, Sampaio, C. A. (2009) Sustainability of tropical dry forests: Two case studies in southeastern and central Brazil. *For. Ecol. Manage.* **258**, 922–930.
- Geiselman, C., Mori, S., Blanchard, J. (2009) Database of Neotropical Bat/Plant Interactions. [online]. Available from: [http://www.nybg.org/botany/tlobova/mori/batsplants/database/dbase\\_frameset.htm](http://www.nybg.org/botany/tlobova/mori/batsplants/database/dbase_frameset.htm).
- Kalka, M. B., Smith, A. R., Kalko, E. K. V. (2008) Bats Limit Arthropods and Herbivory in a Tropical Forest. *Science (80-. )*. **320**, 71.
- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobo, T., Fleming, T. H. (2011) Ecosystem services provided by bats. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* doi: 10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x.
- Maas, B., Clough, Y., Tschardt, T. (2013) Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. *Ecol. Lett.* doi: 10.1111/ele.12194.
- Madeira, B. G., Espírito-Santo, M. M., Neto, S. D., Nunes, Y. R. F., Arturo Sánchez Azofeifa, G., Wilson Fernandes, G., Quesada, M. (2009) Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecol.* **201**, 291–304.
- Medellin, R. A., Gaona, O. (1999) Seed Dispersal by Bats and Birds in Forest and Disturbed Habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*. **31**, 478–485.

Miles, L., Newton, A. C., Defries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J. E. (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.*

Muscarella, R., Fleming, T. H. (2007) The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **82**, 573–90.

Neves, F. S., Araújo, L. S., Espírito-Santo, M. M., Fagundes, M., Fernandes, G. W., Sanchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M. (2010) Canopy Herbivory and Insect Herbivore Diversity in a Dry Forest € “ Savanna Transition in Brazil. *Biotropica*. **42**, 112–118.

Neves, F. S., Silva, J. O., Espírito-Santo, M. M., Fernandes, G. W. (2014) Insect Herbivores and Leaf Damage along Successional and Vertical Gradients in a Tropical Dry Forest. *Biotropica*. **46**, 14–24.

Patterson, B. D., Willig, M. R., Stevens, R. D. (2003) Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In: *Bat Ecology* (eds. T. H. Kunz & M. B. Fenton) pp. 536–579 University of Chicago Press.

Pezzini, F. F., Ranieri, B. D., Brandão, D. O., Fernandes, G. W., Quesada, M., Espírito-Santo, M. M., Jacobi, C. M. (2014) Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant Biosyst. - An Int. J. Deal. with all Asp. Plant Biol.*, 1–10.

Quesada, M., Fuchs, E. J., Lobo, J. a. (2001) Pollen Load Size, Reproductive Success, and Progeny Kinship of Naturally Pollinated Flowers of the Tropical Dry Forest Tree *Pachira quinata* (Bombacaceae). *Am. J. Bot.* **88**, 2113–2118.

Sanchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodriguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E. L., Calvo-Alvarado, J. C., Kalacska, M. E. R., Fajardo, L., Gamon, J. A., Cuevas-Reyes, P. (2005) Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*. **37**, 477–485.

Santos, J. C., Leal, I. R., Almeida-Cortez, J. S., Fernandes, G. W., Tabarelli, M. (2011) Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Trop. Conserv. Sci.* **4**, 276–286.

# CAPÍTULO I

## **Effects of habitat structure, forest cover, and successional stage on the bat community of a tropical dry forest at different spatial scales**

Luiz Alberto Dolabela Falcão<sup>1\*</sup>, Mário Marcos do Espírito-Santo<sup>2</sup>, Geraldo Wilson Fernandes<sup>1</sup>, Adriano Pereira Paglia<sup>1</sup>

*1 – Departamento de Biologia Geral, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais- UFMG, 30161-970 Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil*

*2 - Departamento de Biologia Geral, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Estadual de Montes Claros, 39401-089 Montes Claros, Minas Gerais, Brazil*

## **ABSTRACT**

Bats play a fundamental role in ecosystem functioning, as they are responsible for several ecological services, such as seed dispersal and pollination. Hence, assessing the effects of habitat structure at different scales on the bat community is extremely important to support conservation strategies. The objective of the present study was to investigate the effects of habitat structure at multiple spatial scales on the bat communities and its variation along a gradient of secondary succession in a Brazilian tropical dry forest. Our results suggest that bat abundance is higher in areas close to mature forests, which shows the important role of those habitats as refuges for the regional bat fauna (in a fragmented landscape) and for the maintenance of ecosystem services provided by this group in tropical dry forests in a landscape context. In addition, bat abundance was lower in protected areas whose surroundings were better protected (higher amount of forests). This unexpected finding could result from altered behavior in areas under a strong influence of a fruit crop matrix, showing the effects of this type of matrix on bat diversity.

*Keywords:* Brazil; Chiroptera; late forests; succession

## INTRODUCTION

Bats are very important to ecosystem functioning and regeneration after disturbance, as those mammals play several key ecological roles. In general, frugivorous bats are excellent seed dispersers and may influence the set of plant species that will potentially colonize a given region (Henry and Jouard 2007). In addition, bats act directly on insect control, and so influence herbivory (Kalka *et al.* 2008). Bats may also affect the reproductive success of plants, as they are pollinators of several species (Quesada *et al.* 2003). Hence, changes in the bat community may result in changes in the ecological services delivered by these animals. As a result, these changes may influence, for example, the course of ecological succession in a degraded environment.

Secondary succession stands out among the processes that determine the structure of a bat community, as most forests have been modified by human activities and are at different stages of regeneration (Chazdon *et al.* 2009). Secondary succession is the process that results from changes in the populations of a given locality (Chazdon 2008). Forests at different successional stages usually have different vegetation structure, which frequently becomes more complex as succession proceeds (Brown and Lugo 1990). Hence, increases in plant density and richness, canopy cover, number of vertical strata, and basal area as succession proceeds (Kalacska *et al.* 2004; Madeira *et al.* 2009) may affect the animal community associated with different successional stages. However, most knowledge of succession in the tropics comes from studies in rainforests, and so should be extrapolated with caution for tropical dry forests (Vieira and Scariot 2006).

In a broad context, we can state that the bat community tends to be more diverse in protected habitats and in environments with higher structural complexity (Fenton *et al.* 1992; Medellín *et al.* 2000; Falcão *et al.* 2014) (Fenton *et al.* 1992; Medellín *et al.* 2000; Falcão *et*

al. 2014). However, little is known about the habitat structure variables that cause those differences. In general, composition attributes (e.g. forest cover) and landscape configuration (e.g., size and distance between fragments) are good predictors of bat community structure, but responses vary among groups and species. Studies conducted in rainforests suggest that the abundance of frugivorous bats is more strongly correlated with the composition than with the configuration of the landscape in those environments (Klingbeil and Willig 2009; Henry *et al.* 2010). There are much fewer studies on this topic for tropical dry forests in comparison with rainforests, especially in Brazil. Nevertheless, in a study conducted in a dry forest in Mexico, Avila-Cabadilla *et al.*, (2012) found a negative relationship between the abundance of nectarivorous bats and the size of dry forest fragments, and a positive relationship between the abundance of frugivorous bats and the percentage of riparian forests. Hence, understanding the effect of habitat structure on the bat community is extremely important to interpret the patterns observed and support management plans (Cisneros *et al.* 2014; Kalda *et al.* 2015). This is particularly true in poorly known and unique areas such as Brazilian tropical dry forests.

Bat responses to changes in habitat structure may occur at multiple scales and vary among species (Gorresen *et al.* 2005). For example, the nectarivorous *Glossophaga soricina*, occurs at greater abundance in sites with high diversity of forest types when considering a buffer of 500-m in radius. On the other hand, *Leptonycteris yerbabuena*, also a nectarivorous species, was influenced by this variable only at a scale of 1000 m in a tropical dry forest in Mexico (Avila-Cabadilla *et al.* 2012). In contrast, Gorresen *et al.*, (2004), in a study carried out in the Amazon, showed that bat responses to landscape vary among species regardless of the analyzed scale. Hence, the responses of different bat species to habitat changes should be investigated at multiple spatial scales (Gorresen *et al.* 2005).

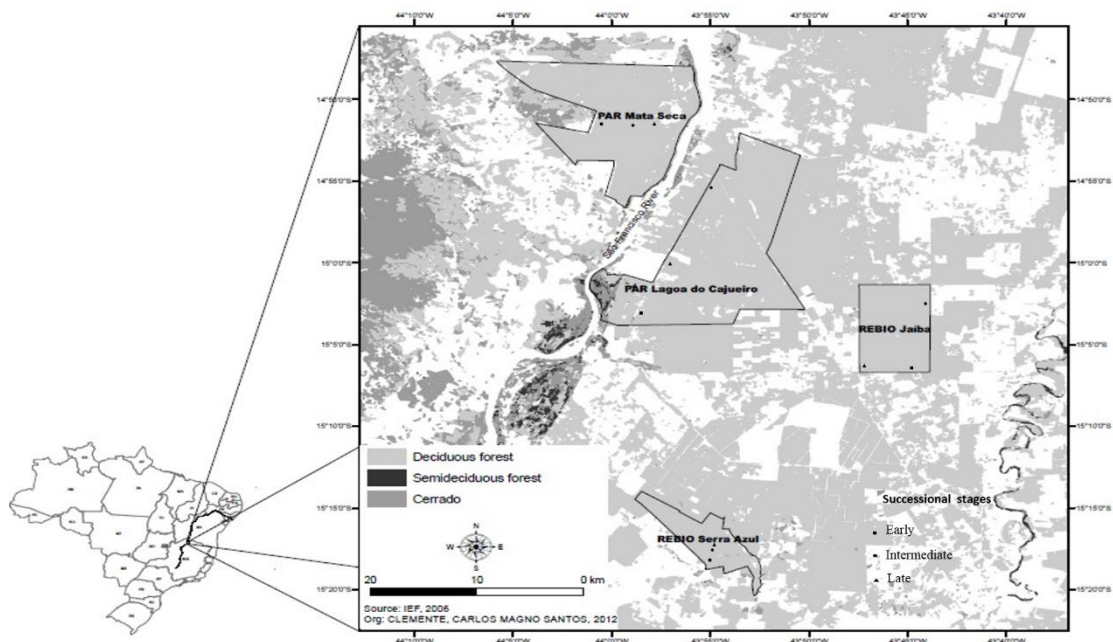
The objective of the present study was to test the relationship between habitat complexity and bat diversity. at two different spatial scales: local (sampling site) and landscape (protected area). Specifically, we expected that: (1) the vegetation structure (richness, density, and plant height) positively affects bat richness and abundance; (2) the more distant from protected forest fragments, the lower the bat richness and abundance of a local community; (3) the higher the percentage of surrounding forests in sampling sites and protected areas, the higher bat richness and abundance of a local community.



## METHODS

### Sampling Sites

The present study was carried out in four protected areas (PAs) of integral protection located in the northern region of Minas Gerais State, southeastern Brazil (Fig. 1). The region harbors different vegetation types, with a dominance of tropical dry forests (sensu Sanchez-Azofeifa *et al.*, 2005) inserted within an ecotone between Cerrado, Caatinga, and Atlantic Rain forest. The predominant climate is classified as Aw in the Köppen system, with a well defined dry season from April to September (Peel *et al.* 2007), when most plants lose more than 90% of their leaves (Pezzini *et al.* 2014). The average annual rainfall is 871 mm and the average annual temperature is 24 °C.



**Figure 1** – Limits of the four conservation units studied in southeastern Brazil, as well as the 12 sampling sites. Different tones of gray indicate natural vegetation (deciduous forests = tropical dry forest), whereas white indicates non-vegetated areas (exposed soil, crops and pasturelands).

The study area was used for livestock farming before the PAs were created, so its vegetation is composed of forest mosaics at different stages of secondary succession. Currently, those PAs are inserted in a matrix under strong agricultural influence, in particular fruit production, within the region where the largest irrigation perimeter of Latin America is established (Jaíba Project; see Espírito-Santo *et al.* 2009).

In each PA we chose three sites at different successional stages, in a total of twelve sampling sites (Fig. 1). We categorized successional stages based on tree vertical (number of strata) and horizontal structure (density) (Kalácska *et al.* 2004). In addition, we investigated the history of land use in the region to estimate the age of each forest fragment. Based on this information, we categorized the sampling sites as early, intermediate, or late successional (see Madeira *et al.* 2009). We established plots of 50 x 20 m (0.1 ha) to carry out phytosociological analysis and estimate the richness, density, and average height of plants, which are attributes that change as succession proceeds (Madeira *et al.*, 2009). Plots in the Mata Seca State Park were established in 2007, whereas plots in the other PAs were established in 2011 using the same protocol (see Madeira *et al.* 2009). The average distance between sites at the same successional stage was 28 km (minimum 21, maximum 40 ).

To estimate the amount of forests surrounding each sampling site, we established buffers with 250, 500, 1,000, and 2,000 m in diameter starting at the center of the site where we captured bats (Appendix 1 A). We calculated the forest cover for each buffer, based on land use and soil cover maps of the region. We also estimated the forest cover for each PA and surroundings, in two buffers at 1 and 5 km apart from the borders of the PAs (Appendix 1 B). Finally, we calculated the distance of each plot to the nearest old-growth forest fragment in the study region. All calculations were made in the software ArcMaps.

## **Bat Captures and Statistical Analysis**

In each area, we carried out six sampling nights per plot (three in the dry and three in the rainy season) from 2007 to 2009 in the Mata Seca State Park and from 2012 to 2013 in the other PAs, in a total of 72 nights. In each sampling night, we set up 10 mist nets (12 x 2.5 m, polyester, mesh: 16 mm) in potential flight routes inside the forest. The nets were opened at sunset and remained open for 5 h. We checked the nets every 30 min and placed the bats in cotton bags for later analysis. All individual bats were marked with metal rings and released at the same site of capture.

We calculated the sampling effort by multiplying the area of one mist net by the exposure time and the number of nets opened (Straube and Bianconi 2002). To test for sampling completeness, we built a species accumulation curve based on 100 randomizations and calculated completeness by dividing the observed richness by the estimated richness (Jackknife 1) and multiplying the product by 100. We performed those analyses in the software EstimateS 9.

In the present study, we considered two spatial scales: local and landscape. We classified as local variables those related to the sampling site (12 sites): plant richness, height, and density, distance to an old-growth forest, and percentage of forest cover in the surroundings. The landscape variables were related to the PA (4 units): plant richness, height, and density (mean among plots), and percentage of forest cover in the surroundings of each PA.

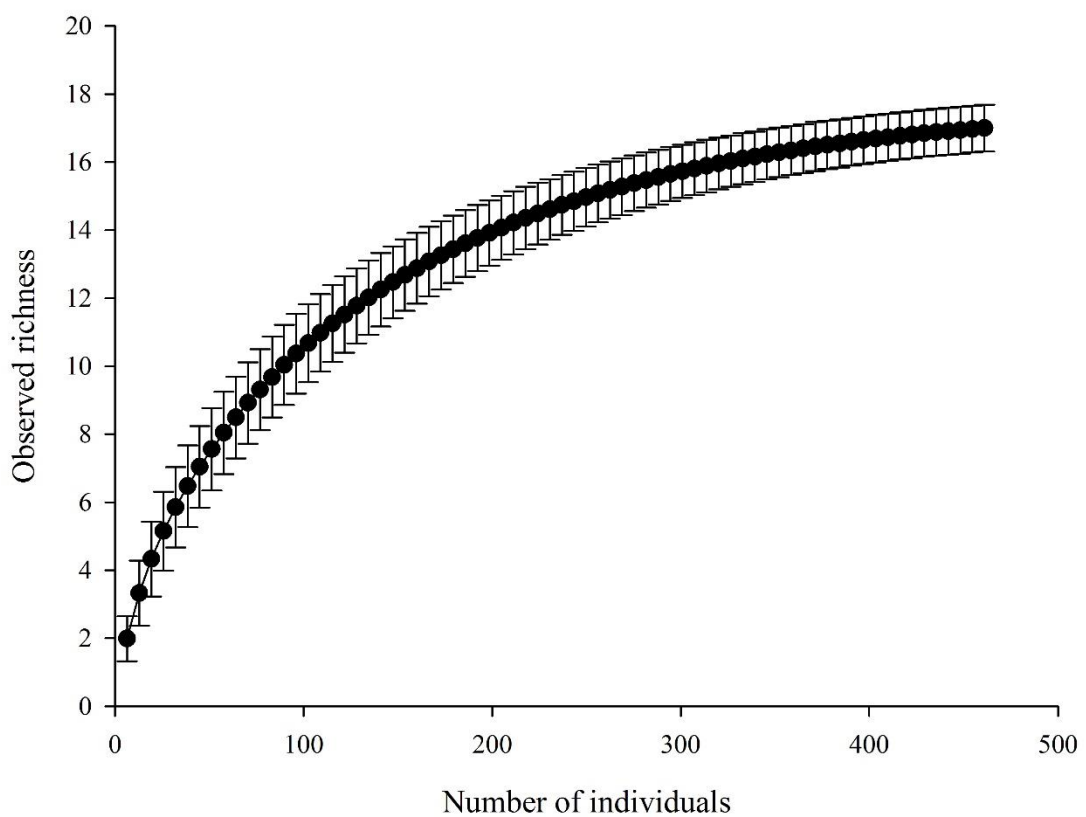
We tested with generalized linear models (GLM) the effect of plant richness, density, and height, and distance to old-growth forest fragments on bat richness and abundance at the local and landscape scales. Bat richness and abundance were considered response variables and

all others were considered explanatory variables. We tested the relationship between forest cover at multiple scales (250, 500, 1,000, and 2,000 m) and bat richness and abundance using also GLMs, with a model for each scale.

All models were submitted to a residual analysis to determine the adequacy of error distribution, and, whenever necessary, to a contrast analysis for clustering of non-significant categorical variables (Crawley 2007). All analyses were performed in the software R (R Development Team 2014).

## RESULTS

With a sampling effort of 32,400 h.m<sup>2</sup>, we captured 461 bats of 17 species, all members of the family Phyllostomidae, which represent 89% of the estimated richness for the area (Fig. 2). *Artibeus planirostris*, *Carollia perspicillata*, and *Desmodus rotundus* were the most abundant species, with 204, 149, and 34 captures, respectively (Table 1).



**Figure 2** – Species accumulation curves for bats captured in 12 sites of tropical dry forests at three successional stages. Bars represent confidence interval (95%).

**Table 1** – Abundance of bats from different feeding guilds captured at three successional stages of tropical dry forests in four conservation units in southeastern Brazil. 2007). We used the classification of Gardner (2007) for bat families, subfamilies and genera.

Taxa	Guild	Successional stages			Total
		Early	Intermediate	Late	
<b>Subfamily</b>					
<b>Carollinae</b>					
<i>Carollia perspicillata</i>	Frugivore	54	27	68	149
<b>Desmodontinae</b>					
<i>Desmodus rotundus</i>	Haematophagous	4	6	24	34
<i>Diphylla ecaudata</i>	Haematophagous	--	--	3	3
<b>Glossophaginae</b>					
<i>Glossophaga soricina</i>	Nectarivore	3	5	5	13
<i>Lonchophylla dekeyseri</i>	Nectarivore	--	1	2	3
<b>Phyllostominae</b>					
<i>Chrotopterus auritus</i>	Carnivore	--	--	2	2
<i>Micronycteris sanborni</i>	Insectivore	1	--	3	4
<i>Mimon bennettii</i>	Insectivore	--	--	2	2
<i>Mimon crenulatum</i>	Insectivore	--	2	11	13
<i>Phylloderma stenops</i>	Omnivore	--	2	2	4
<i>Phyllostomus discolor</i>	Omnivore	--	6	5	11
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Omnivore	--	3	4	7
<i>Tonatia bidens</i>	Insectivore	--	--	1	1

Taxa	Guild	Successional stages			Total
		Early	Intermediate	Late	
<b>Stenodermatinae</b>					
<i>Artibeus lituratus</i>	Frugivore	1	1	4	6
<i>Artibeus planirostris</i>	Frugivore	24	57	123	204
<i>Plathyrrinus lineatus</i>	Frugivore	1	1	2	4
<i>Uroderma magnirostrum</i>	Frugivore	--	--	1	1
<b>Total</b>		88	111	262	461

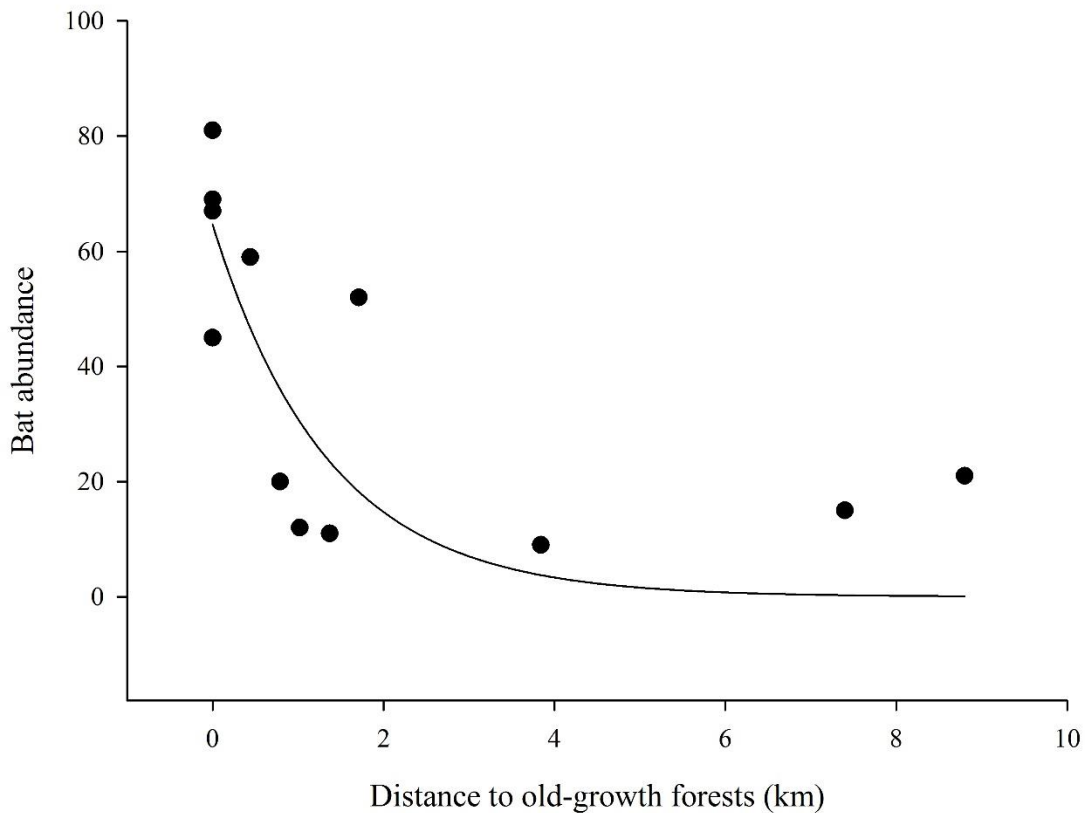
We did not observe a relationship between bat richness and abundance and plant richness, density, and height (habitat structure variables at the local scale; Table 2). However, bat abundance showed a positive relationship with the distance from old-growth forests (Table 2). That is to say, the closer to an undisturbed forest, the larger the number of captured bats (Fig. 3). Bat richness, though, was not related to distance from old-growth forests.

**Table 2** – Complete generalized linear models built to test the effects of plant richness, height, and density on bat richness and abundance at the local (site) and landscape (protected areas-PA) scales. At the local scale, models also included the distance to a PA. At the landscape scale, forest cover in the surroundings (1 to 5 km) from the PA borders was inserted in the models (see text for details). All models followed quasi-Poisson error distributions. \* The signal between parentheses indicates whether a significant relationship between variables was negative or positive.

<b>Response variable</b>	<b>Explanatory variable</b>	<b>Df</b>	<b>Deviance</b>	<b>Residual Df</b>	<b>Residual Deviance</b>	<b>p*</b>
Abundance						
Local scale						
	Plant richness	1	2.076	10	209.21	0.73
	Plant height	1	42.734	9	166.48	0.14
	Plant density	1	44.123	8	122.36	0.14
	Distance to old-growth forests	1	78.364	10	132.92	<b>0.02 (-)</b>
Landscape scale						
	Plant richness	1	0.069	2	67.028	0.96
	Plant height	1	0.576	2	66.521	0.91
	Plant density	1	20.967	2	46.131	0.42
	Forest	1	4.153	2	62.944	0.12
	Forest at 1 km	1	64.578	2	2.52	<b>0.01 (-)</b>
	Forest at 5 km	1	50.305	2	16.792	0.12
Richness						
Local scale						
	Plant richness	1	0.003	10	26.553	0.99

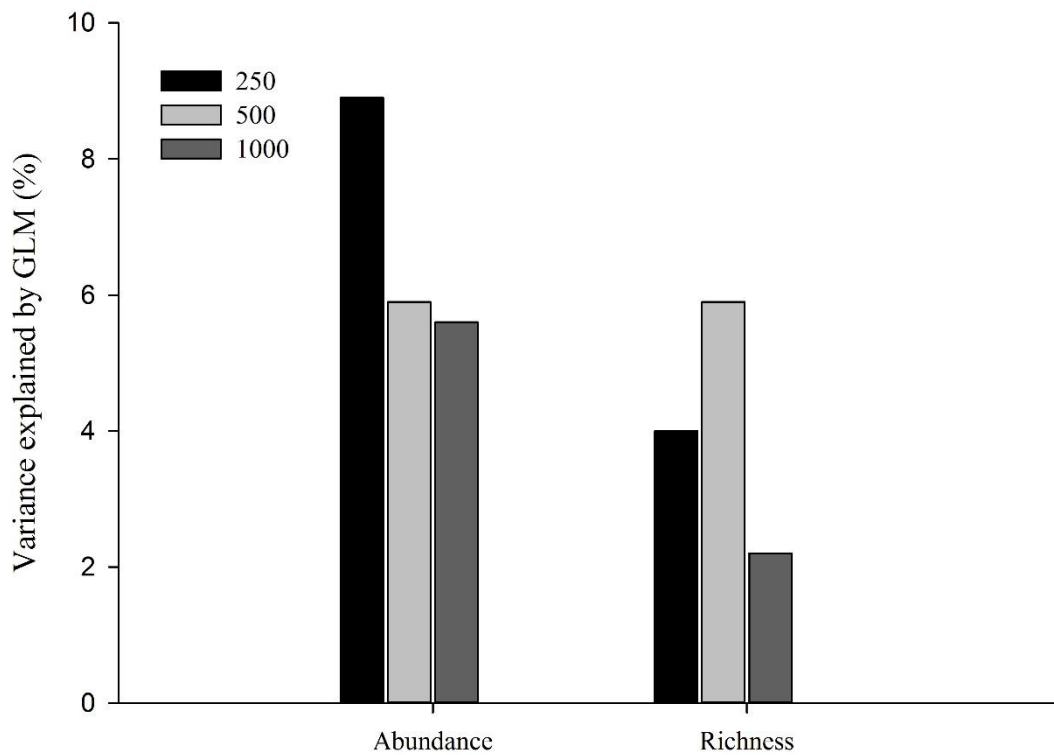


<b>Response variable</b>	<b>Explanatory variable</b>	<b>Df</b>	<b>Deviance</b>	<b>Residual Df</b>	<b>Residual Deviance</b>	<b>p*</b>
	Plant height	1	8.558	9	17.995	0.08
	Plant density	1	0.151	8	17.843	0.80
	Distance old-growth forests	1	2.44	10	24.114	0.32
Landscape scale						
	Plant richness	1	1.9091	2	1.46	0.25
	Plant height	1	0.565	2	2.8	0.58
	Plant density	1	0.346	2	3.022	0.68
	Forest	1	0.145	2	3.224	0.78
	Forest at 1 km	1	0.379	2	2.99	0.66
	Forest at 5 km	1	1.395	2	1.974	0.35

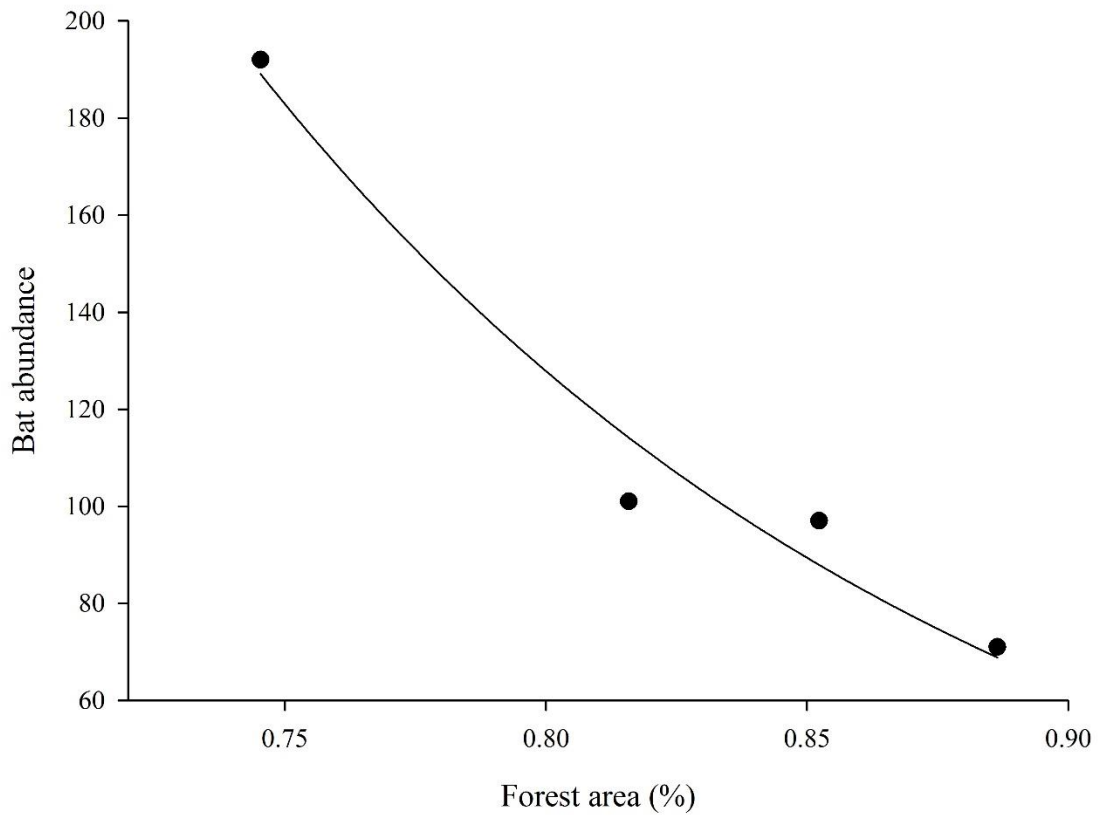


**Figure 3** – Relationship between the bat abundance and the distance to the nearest old-growth tropical dry forest in the studied region.

Values of surrounding forest cover had little influence (low  $P_{dev}$ ) on bat richness and abundance (Fig. 4). However, bat abundance varied as a function of the percentage of forest cover in the surroundings of the PA at a distance of 1,000 m (Table 2). In this case, the lower the forest cover in the surroundings, the higher the abundance inside the PA (Fig 4). However, we did not find a relationship between bat richness and forest cover in the PA or its surroundings (Tab. 2).



**Figure 5** – Percentage of the variation in bat richness and abundance explained by the percentage of surrounding forest cover across four buffer diameters. Values for the 2000 m buffer were too low and were not represented in the figure.



**Figure 5** – Relationship between bat abundance and the surrounding forest cover in the four studied conservation units.

## DISCUSSION

The higher abundance of bats in areas close to old-growth forests shows the importance of undisturbed habitats for the maintenance of the bat community and associated ecosystem services. In tropical dry forests, sites at late successional stages have higher bat richness and abundance (Avila-Cabadilla *et al.* 2009; Falcão *et al.* 2014), as a consequence of their relatively high structural complexity. Hence, when those sites are analyzed at a landscape scale (i.e., as part of a heterogeneous landscape), they may play the role of refuges for the bat fauna, which makes the community more homogeneous at a regional scale. In general, some bat species can cross open environments in search for resources, and disperse among patches of different vegetation types (Bernard and Fenton 2003). Hence, bats can keep the gene flow among plant populations at the landscape scale (*sensu* Lundberg and Moberg 2003), by carrying seeds and pollen from one habitat to the other, precluding genetic differentiation across successional stages. In regions under strong anthropogenic pressure, with a predominance of pastures and crops, bats can be key agents of natural regeneration, since those environments usually have low intrinsic regeneration capacity (*e.g.*, reduced seed and seedling banks) (Duncan and Chapman 1999; Lundberg and Moberg 2003). Hence, the maintenance of old-growth forests, even as sparse patches in a disturbed matrix, is extremely important for the maintenance of environmental integrity.

The negative relationship observed between bat abundance and forest cover surrounding UCs contradicted our prediction. Although some studies suggested that more heterogeneous environments can harbor a higher bat diversity due to their higher habitat complementarity (Castro-luna *et al.* 2007; Ethier and Fahrig 2011), this does not seem to be the best explanation for our results. Most of the matrix classified as non-forest in the study region is composed of fruit plantations, in particular banana crops. Hence, these regions can be

opportunistically used by generalistic frugivores, such as *A. planirostris* and *C. perspicillata*, the most abundant species in the present study. Once bat foraging activity is concentrated in areas adjacent to PAs, bat captures decrease inside them (where mist netting is done). Therefore, the abundance of bats in PAs under the influence of fruit plantations is lower than in other areas (due to the lower surrounding forest cover). This result shows the strong influence of the matrix on bat foraging patterns, and we suppose this pattern might be even more marked in areas with strong seasonal variation, such as tropical dry forests, where food availability is low during the prolonged dry period.

The lack of a relationship between bat richness and landscape composition and configuration can be related to the use of the matrix by bats. In general, the bat fauna of a given site is composed of species that not only effectively use a specific site (*e.g.*, for foraging or roosting), but also of species that pass by that site. Bats tend to use structurally simpler areas as flight routes, as they reduce the energy costs required for movement and injury risks (Caras and Korine 2009; Bernard and Fenton 2003). On the other hand, bats may concentrate their foraging activity in environments with higher resource availability (*e.g.* Falcão *et al.* 2010). Hence, finding relationships between richness and habitat structure for an animal group that uses the environment so heterogeneously is a difficult task. This is especially true for tropical dry forests, which high variation in vegetation structure over the year is reflected in the bat community (Avila-Cabadilla *et al.* 2009; Falcão *et al.* 2014).

Our results show that bat abundance decreases with the distance from old-growth forests, indicating that these areas serve as refuges for bats in complex matrices with patches of tropical dry forest at different successional stages. Hence, the protection of old-growth forests is extremely important to maintain the bat community and associated ecosystem services (*i.e.*, seed dispersal and pollination) at the landscape level. In addition, higher bat

abundance was observed in protected areas (PAs) with lower surrounding forest cover. In this case, we emphasize the important role of the matrix to bat ecology (especially their foraging patterns) in tropical dry forests.

## **ACKNOWLEDGMENTS**

The authors thank F. S. Neves and V. C. Tavares for their comments in the early drafts of this manuscript, P. Vasconcelos and M. F. Fonseca for help during fieldwork and K. E. Stoner and L. D. Avila-Cabadilla for help in sampling design and fieldwork in the Mata Seca State Park. We gratefully acknowledge the staff of the Instituto Estadual de Florestas (IEF-MG) for logistical support. This work was carried out with the aid of grants from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - 563304/2010-3), Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais (FAPEMIG CRA - APQ-00001-11) and the Inter-American Institute for Global Change Research (IAI-CRN II-021). L. A. D. F and M. M. E. S acknowledge scholarships from the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) and CNPq, respectively. This study was in partial fulfillment of requirements for the PhD degree of L. A. D. F at the Universidade Federal de Minas Gerais.



## REFERENCES

- 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**, e35228.
- Avila-Cabadilla, L. D., Stoner, K. E., Henry, M., Añorve, M. Y. A. (2009) Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *For. Ecol. Manage.* **258**, 986–996.
- Bernard, E., Fenton, M. B. (2003) Bat Mobility and Roosts in a Fragmented Landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica*. **35**, 262–277.
- Brown, S. L., Lugo, A. (1990) Tropical secondary forests. *J. Trop. Ecol.*
- Caras, T., Korine, C. (2009) Effect of vegetation density on the use of trails by bats in a secondary tropical rain forest. *J. Trop. Ecol.* **25**, 97–101.
- Castro-luna, A. A., Sosa, V. J., Castillo-campos, G. (2007) Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in southeastern Mexico. *Anim. Conserv.*
- Chazdon, R. L. (2008) Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*. **320**, 1458–60.
- Chazdon, R. L., Peres, C. a, Dent, D., Sheil, D., Lugo, A. E., Lamb, D., Stork, N. E., Miller, S. E. (2009) The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conserv. Biol.* **23**, 1406–17.
- Cisneros, L. M., Fagan, M. E., Willig, M. R. (2014) Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity (ed R. Mac Nally). *Divers. Distrib.* doi: 10.1111/ddi.12277.
- Crawley, M. (2007) *The R book*. Wiley.
- Duncan, R. S., Chapman, C. a. (1999) Seed Dispersal and Potential Forest Succession in Abandoned Agriculture in Tropical Africa. *Ecol. Appl.* **9**, 998–1008.
- Espírito-Santo, M. M., Sevilha, A. C., Anaya, F. C., Barbosa, R., Fernandes, G. W., Sanchez-Azofeifa, G. A., Scariot, A., Noronha, S. E. De, Sampaio, C. A. (2009) Sustainability of tropical dry forests: Two case studies in southeastern and central Brazil. *For. Ecol. Manage.* **258**, 922–930.
- Ethier, K., Fahrig, L. (2011) Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. *Landsc. Ecol.* **26**, 865–876.
- Falcão, L. A. D., Alfaro, L. D., Fernandes, G. W., Leite, L. O., Neves, F. S., Reyes, P. C. (2010) Comunidad de murciélagos filostómidos asociada a Caryocar brasiliense. *Brenesia*.

- Falcão, L. A. D., do Espírito-Santo, M. M., Leite, L. O., Garro, R. N. S. L., Avila-Cabadilla, L. D., Stoner, K. E. (2014) Spatiotemporal variation in phyllostomid bat assemblages over a successional gradient in a tropical dry forest in southeastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* **30**, 123–132.
- 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**, 440–446.
- Gorresen, P. M. M., Willig, M. R. M. R., Strauss, R. E. R. E. (2005) Multivariate Analysis of Scale-Dependent Associations between Bats and Landscape Structure. *Ecol. Soc. od Am.* **15**, 2126–2136.
- Henry, M., Cosson, J. F., Pons, J. M. (2010) Modelling multi-scale spatial variation in species richness from abundance data in a complex neotropical bat assemblage. *Ecol. Modell.* **221**, 2018–2027.
- Henry, M., Jouard, S. (2007) Effect of Bat Exclusion on Patterns of Seed Rain in Tropical Rain Forest in French Guiana. *Biotropica*. **39**, 510–518.
- Kalacska, M., Sanchez-azofeifa, G. A., Calvo-alvarado, J. C., Quesada, M., Rivard, B., Janzen, D. H. (2004) Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *For. Ecol. Manage.*
- Kalda, O., Kalda, R., Liira, J. (2015) Multi-scale ecology of insectivorous bats in agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* doi: 10.1016/j.agee.2014.08.028.
- Kalka, M. B., Smith, A. R., Kalko, E. K. V. (2008) Bats Limit Arthropods and Herbivory in a Tropical Forest. *Science (80-. )*. **320**, 71.
- Klingbeil, B. T., Willig, M. R. (2009) Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *J. Appl. Ecol.* **46**, 203–213.
- Lundberg, J., Moberg, F. (2003) Mobile Link Organisms and Ecosystem Functioning: Implications for Ecosystem Resilience and Management. *Ecosystems*. **6**, 0087–0098.
- Madeira, B. G., Espírito-Santo, M. M., Neto, S. D., Nunes, Y. R. F., Arturo Sánchez Azofeifa, G., Wilson Fernandes, G., Quesada, M. (2009) Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecol.* **201**, 291–304.
- Medellin, R. a., Equihua, M., Amin, M. a. (2000) Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conserv. Biol.* **14**, 1666–1675.
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., McMahon, T. A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci. Discuss.* **4**, 439–473.
- Pezzini, F. F., Ranieri, B. D., Brandão, D. O., Fernandes, G. W., Quesada, M., Espírito-Santo,

- M. M., Jacobi, C. M. (2014) Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant Biosyst. - An Int. J. Deal. with all Asp. Plant Biol.*, 1–10.
- Quesada, M., Stoner, K. E., Rosas-Guerrero, V., Palacios-Guevara, C., Lobo, J. A. (2003) Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia*. **135**, 400–406.
- R Development Team (2014) R: A language and environment for statistical computing.
- 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. *Chiropt. Neotrop.* **8**, 150–152.
- Vieira, D. L. M., Scariot, A. (2006) Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restor. Ecol.* **14**, 11–20.

## Appendix

**Appendix 1-** Buffers constructed to calculate the amount of forests surrounding each sampling site (A) and protected area (B). Different tones of gray indicate natural vegetation (deciduous forests = tropical dry forest), whereas white indicates non-vegetated areas (exposed soil, crops and pasturelands).



## **CAPITULO II**

**Efeitos da sucessão secundária e diversidade de plantas sobre a diversidade taxonômica, funcional e filogenética de morcegos**

## RESUMO

Estudos que investiguem o efeito da estrutura do habitat sobre a diversidade de morcegos não são raros. Entretanto, ainda não é possível desenhar um padrão geral para essa relação, já que as respostas são altamente variadas entre diferentes estudos. Além disso, a maioria destes utiliza apenas a riqueza e abundância de morcegos como variáveis resposta, não fornecendo assim, informações sobre a perda de serviços ecológicos frente a mudanças no habitat. Sendo assim, o objetivo deste estudo foi testar o efeito da sucessão secundária e diversidade de plantas sobre as diferentes dimensões da diversidade de morcegos (taxonômica, filogenética e funcional) em florestas tropicais secas brasileiras. Os morcegos foram amostrados em 12 áreas de floresta tropical seca do sudeste brasileiro e, classificadas individualmente quanto ao estágio sucessional e estrutura florística. Medidas de diversidade taxonômica (índice de Simpson), filogenética (*taxonomic diversity*) e funcional (entropia quadrática de Rao) foram obtidas para morcegos e plantas e testadas através de modelos lineares generalizados. Nossos resultados demonstram que características locais do habitat têm pouco influência sobre as diferentes dimensões da diversidade de morcegos, possivelmente pelo uso heterogêneo do habitat por esses animais. Observamos também que a diversidade funcional de morcegos está diretamente relacionada à riqueza de espécies em uma área e esta relação é menos proeminente em áreas tardias de sucessão. Esse resultado corrobora a ideia de que a perda de espécies de morcegos está diretamente relacionada a perda de serviços ecossistêmicos em florestas tropicais secas, reforçando a necessidade de esforços de conservação nestas regiões. Por fim, demonstramos que a diversidade funcional de morcegos tem uma relação direta com a diversidade funcional de plantas, possivelmente em função dos recursos diretos e indiretos providos pelas estas aos morcegos.

## INTRODUÇÃO

Riqueza de espécies é, de longe, a medida mais utilizada quando se quer investigar os efeitos da mudança de habitats sobre uma comunidade animal (Flynn *et al.* 2009). Entretanto, a simples contagem do número de espécies em uma dada área pode não ser uma medida robusta de diversidade, já que esta abordagem dá o mesmo peso para espécies raras, representadas por poucos indivíduos, e espécies comuns, aquelas com alta abundância (Cianciaruso *et al.* 2009). Assim, o uso de índices de diversidade ainda é uma abordagem bastante utilizada na ecologia. A vantagem destes índices (*e.g.* Shannon, Simpson) é que além de levarem em conta o número de espécies, englobam informação sobre a distribuição dos indivíduos dentro da comunidade (Magurran 2004). Ainda que cada índice possua suas particularidades, podemos dizer de maneira geral, que ambientes com alta riqueza e alta equitabilidade (*i.e.* o quão bem distribuídos os indivíduos estão entre as espécies) tendem a apresentar maiores valores de diversidade (Ricotta 2003).

Embora os índices de diversidade taxonômica sejam robustos para diversos fins, são pouco sensíveis a características importantes de uma comunidade (Cianciaruso *et al.* 2009). Há tempos sabemos que as espécies não só são influenciadas pelo ambiente em que vivem, mas também participam ativamente do processo de modificação do habitat. Assim, considerar somente a diversidade taxonômica em uma comunidade pode gerar uma descrição incompleta ou subestimada do cenário geral (Laura M Cisneros *et al.* 2014), já que alterações do habitat não alteram somente aspectos descritivos como abundância e riqueza, mas também a dinâmica do sistema (Ernst *et al.* 2006). Assim, a inclusão de atributos ecológicos e/ou evolutivos em estudos de diversidade podem

fornecer pistas sobre os mecanismos que estão envolvidos na estruturação da comunidade em diferentes ambientes (Laura M Cisneros *et al.* 2014; Laura M. Cisneros *et al.* 2014).

A diversidade funcional pode ser definida como “o valor e a amplitude das espécies e seus traços que influenciam o funcionamento do ecossistema” (Tilman 1991). Ou seja, leva em consideração não a identidade da espécie, mas sim seu papel funcional no ambiente. Deste modo, podemos inferir uma relação direta entre a diversidade funcional, o funcionamento e a manutenção dos processos ecológicos nas comunidades (Petchey and Gaston 2006). Embora muitas vezes a riqueza de espécies esteja intimamente relacionada a diversidade funcional de uma dada comunidade, nem sempre essa é uma relação direta (Lohbeck *et al.* 2012). Portanto, estudos que utilizem abordagem sobre essas duas variáveis tendem a ser mais informativos pois podem elucidar questões importantes como o papel de espécies funcionalmente redundantes (ou seja, que desempenham um papel funcional semelhante) sobre a resiliência e resistência de um dado ambiente (Petchey and Gaston 2002; Lohbeck *et al.* 2012).

Por outro lado, a diversidade filogenética, como o termo já indica, incorpora as relações filogenéticas entre as espécies de uma comunidade (Magurran 2004). Este índice pode ser interpretado como a capacidade uma comunidade se adaptar ou modificar frente a mudanças em escalas temporais maiores, já que, teoricamente, quanto mais distantes geneticamente são as espécies que compõem uma comunidade (maior diversidade filogenética), maior diversidade evolutiva e ecológica que esta carrega (Cianciaruso *et al.* 2009).

Embora os estudos sobre os efeitos da conversão de habitats sobre a diversidade funcional e filogenética tenham crescido nos últimos anos (Ernst *et al.* 2006; Farneda *et al.* 2015; de Carvalho *et al.* 2010), ainda são poucos aqueles que abordam mais de uma



dimensão da diversidade simultaneamente (Laura M. Cisneros *et al.* 2014) e a maioria é focado em plantas (Laliberté *et al.* 2010; Mayfield *et al.* 2006; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2012). Assim, o objetivo deste estudo foi testar o efeito da sucessão secundária e variáveis estruturais do habitat a esta relacionadas, sobre as diferentes dimensões da diversidade de morcegos em florestas tropicais secas brasileiras. Especificamente, esperamos observar que: (1) a diversidade funcional, taxonômica e filogenética de morcegos aumenta ao longo de um gradiente sucessional; (2) a diversidade funcional de morcegos é diretamente relacionada a riqueza de morcegos; (3) a diversidade funcional, taxonômica e filogenética de morcegos é diretamente relacionada às características estruturais do habitat (riqueza, densidade e altura de plantas) e à diversidade (funcional, taxonômica e filogenética) de plantas.

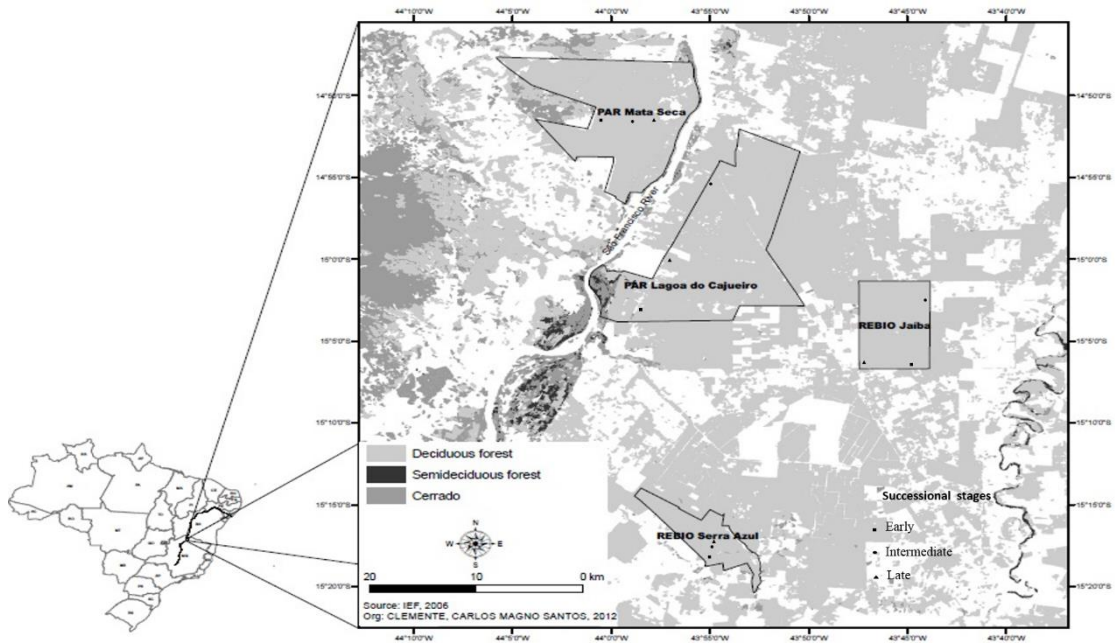
## MATERIAIS E MÉTODOS

### Áreas de amostragem

O estudo foi conduzido em quatro unidades de conservação (UC) localizadas na região norte do estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil. Essa região está inserida na faixa transicional entre o cerrado, caatinga e mata atlântica e apresenta, como formação vegetal dominante, as florestas tropicais secas. O clima da região é o Aw, com estação seca bem definida entre os meses de abril e setembro (Peel *et al.* 2007), pluviosidade média anual de 870 mm e temperatura média de 24°C.

Grande parte da área das unidades de conservação foi ocupada, antes da criação das mesmas, por fazendas destinadas principalmente a criação de gado. Deste modo, a vegetação destas áreas é constituída por um mosaico de manchas de vegetação de florestas tropicais secas com diferentes idades de regeneração. Assim, foi possível classificar com base no histórico de uso da terra e estrutura vertical (número de estratos) e horizontal (densidade) das árvores, as áreas de amostragem em três diferentes estágios sucessionais: inicial, intermediário e tardio (para detalhes sobre a diferenciação entre os estágios sucessionais veja Madeira *et al.* 2009).

Em cada unidade de conservação estudada foram selecionadas três áreas de amostragem para cada um dos estágios sucessionais citados, totalizando 12 áreas amostrais (Fig. 1). Em cada área foram demarcadas parcelas de 0,1 hectare (50 x 20m) para realização da fitossociologia (com identificação de todos indivíduos com circunferência a altura do peito  $\geq 10$ cm) e determinação da riqueza, densidade e altura de plantas. A distância média entre áreas de um mesmo estágio sucessional foi de 28 km (min. 21, máx 40).



**Figura 1** – Localização e limites das quatro unidades de conservação de Floresta Tropical Seca estudadas no sudeste do Brasil, bem como das 12 áreas de amostragem. A cor cinza indica áreas de floresta tropical seca, enquanto áreas brancas regiões onde a vegetação foi suprimida.

### Amostragem de morcegos

Em cada uma das áreas selecionadas foram realizadas seis noites de amostragem: entre os anos de 2007 a 2009 para o Parque Estadual da Mata Seca e entre 2012 e 2013 para as demais unidades de conservação, totalizando 72 noites de amostragem. Em cada noite, 10 redes de neblina (12 x 2.5m, nylon, malha 16mm) foram abertas durante cinco horas a partir do anoitecer. Cada rede foi checada em um intervalo máximo de 30 minutos sendo os indivíduos capturados retirados e colocados em sacos de algodão até a triagem. Para cada animal capturado foi registrado o sexo, classe de idade (juvenil ou adulto), estágio reprodutivo, medida do antebraço e espécie. Todos os indivíduos foram marcados com anilha metálica e soltos na mesma noite no mesmo local de captura.

## Índices de diversidade

A diversidade taxonômica de morcegos e plantas foi avaliada utilizando o índice de diversidade de Simpson (1-D). Para tal, foram calculados os valores de abundância e riqueza de morcegos e plantas para cada unidade amostral separadamente. Esse índice foi calculado através do programa Past (Hammer *et al.* 2001).

Para o cálculo da diversidade funcional de morcegos, cada espécie foi classificada quanto à: sensibilidade, peso, guilda trófica, estratificação vertical e mobilidade (Anexo 2). A sensibilidade de uma espécie à perturbação, no nosso caso à modificação do hábitat dos ambientes tardios para os intermediários e iniciais, foi calculada utilizando a frequência de captura de uma determinada espécie em dois tipos de hábitat (Harper *et al.* 2005):

$$S = \frac{N_{inicial,intermediário} - N_{tardio}}{N_{inicial,intermediário} + N_{tardio}}$$

Sendo:  $S$  = sensibilidade e  $N$  abundância da espécie em um dado estágio sucessional (inicial, intermediário e tardio). Utilizamos a média simples do valor calculado para cada par (tardio-intermediário, tardio-inicial) como medida de sensibilidade para cada espécie de morcego amostrada. Assim, quanto maior o valor de sensibilidade obtido (mais próximo a um) menos sensível à sucessão secundária é a espécie (*i.e.* utiliza estágios iniciais de sucessão na mesma frequência que ambientes tardios). Já o peso, foi obtido pela média dos indivíduos de mesma espécie amostrados neste estudo excluindo aqueles jovens ou fêmeas prenhas. A classificação quanto a guilda trófica, estratificação vertical e mobilidade foi feita com base em dados da literatura. No caso das plantas, as espécies foram classificadas quanto à: altura e sensibilidade (com base nos dados amostrados); e tipo de dispersão e de polinização (com base na literatura).

A seleção dos traços funcionais utilizados para morcegos e plantas no presente estudo foi baseada nas relações possíveis entre estes e o processo de sucessão secundária. Por exemplo, espécies de morcegos com uma alta mobilidade podem ser melhores dispersores de sementes, alterando o rumo ou a velocidade do processo de sucessão. No caso das plantas, espécies mais altas, por exemplo, tendem a estar relacionadas a estágios mais avançados de sucessão. Com base nos traços funcionais e abundância das espécies de morcegos e plantas em cada área de amostragem, a diversidade funcional foi determinada através do índice da Entropia Quadrática de Rao (Botta-Dukat 2005) baseada em todos os traços funcionais. Todos os valores de diversidade funcional foram calculados através do pacote “FD” no software R (R Development Team 2014).

Por fim, a diversidade filogenética de morcegos e plantas foi calculada através do índice de diversidade taxonômica (Clarke and Warwick 1999). Este índice pode ser definido como a distância entre quaisquer dois indivíduos sorteados em uma comunidade, medida com base em uma classificação filogenética de todas as espécies. Para este cálculo, também utilizamos o software Past (Hammer *et al.* 2001).

### **Análises estatísticas**

Para testar o efeito dos estágios sucessionais, variáveis estruturais do habitat e diversidade de plantas sobre a diversidade de morcegos foram construídos modelos lineares generalizados (GLMs). As diversidades funcionais, taxonômicas e filogenéticas de morcegos foram consideradas como variáveis resposta, inseridas em modelos separados, em função das demais variáveis supracitadas, consideradas como variáveis explicativas. Os efeitos da riqueza de espécies de morcegos sobre a diversidade funcional dos mesmos e estágios sucessionais também foram testados através de GLMs, sendo a diversidade funcional variável resposta e a riqueza de espécies mais a interação riqueza

de espécies\*estágios sucessionais as variáveis explicativas. Todos os modelos foram submetidos à análise de resíduos para adequação da distribuição de erros e, quando necessário, análise de contraste para junção de termos qualitativos não significativos (Crawley 2007) e construídos com o auxílio do software R (R Development Team 2014).

## RESULTADOS

Com um esforço amostral de 3600 horas.rede (72 noites de amostragem \* 5 horas por noite\*10 redes) foram capturados 461 indivíduos distribuídos em 17 espécies. *Artibeus planirostris*, *Carollia perspicillata* e *Desmodus rotundus* foram as espécies mais abundantes com 204, 149 e 34 indivíduos amostrados, respectivamente. Por outro lado, *Tonatia surophila* e *Uroderma magnirostris* foram representados por somente um indivíduo cada. Com relação às plantas, foram amostrados 1423 indivíduos distribuídos em 113 espécies de 25 famílias botânicas. *Piptadenia moliniformis*, *Poicicanella pluviosa* var. *sanfranciscana* e *Combretum duarceanum* foram as espécies mais abundantes com 107, 106 e 97 indivíduos, respectivamente. Fabaceae foi a família mais representativa com 44 espécies.

Embora a diversidade funcional de morcegos aumente cerca de duas vezes do estágio inicial (média 0.04) para os estágios intermediário (0.08) e tardio (0.07), não observamos diferença significativa nos valores médios desta variável entre os estágios sucessionais amostrados (Tab. 1). A diversidade taxonômica e filogenética de morcegos também permaneceu constante entre os diferentes estágios sem diferença estatística entre as médias (Tab. 2).

**Tabela 1** – Diversidade funcional, taxonômica e filogenética de morcegos e plantas em três estágios sucessionais de Florestas Tropicais Secas do sudeste brasileiro (média ± EP). Os valores de p foram calculados através de modelos lineares generalizados.

Grupo	Diversidade	Estágios Sucessionais			p
		Inicial	Intermediário	Tardio	
Morcegos	Funcional	0.047 ± 0.03	0.082 ± 0.03	0.076 ± 0.02	0.62
	Taxonômica	0.45 ± 0.16	0.59 ± 0.12	0.55 ± 0.13	0.76
	Filogenética	1.408 ± 0.52	1.846 ± 0.37	1.633 ± 0.38	0.4
Plantas	Funcional	0.048 ± 0.01	0.071 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.1
	Taxonômica	0.74 ± 0.1	0.93 ± 0.01	0.844 ± 0.06	0.19
	Filogenética	1.904 ± 0.53	2.586 ± 0.06	2.37 ± 0.29	0.06

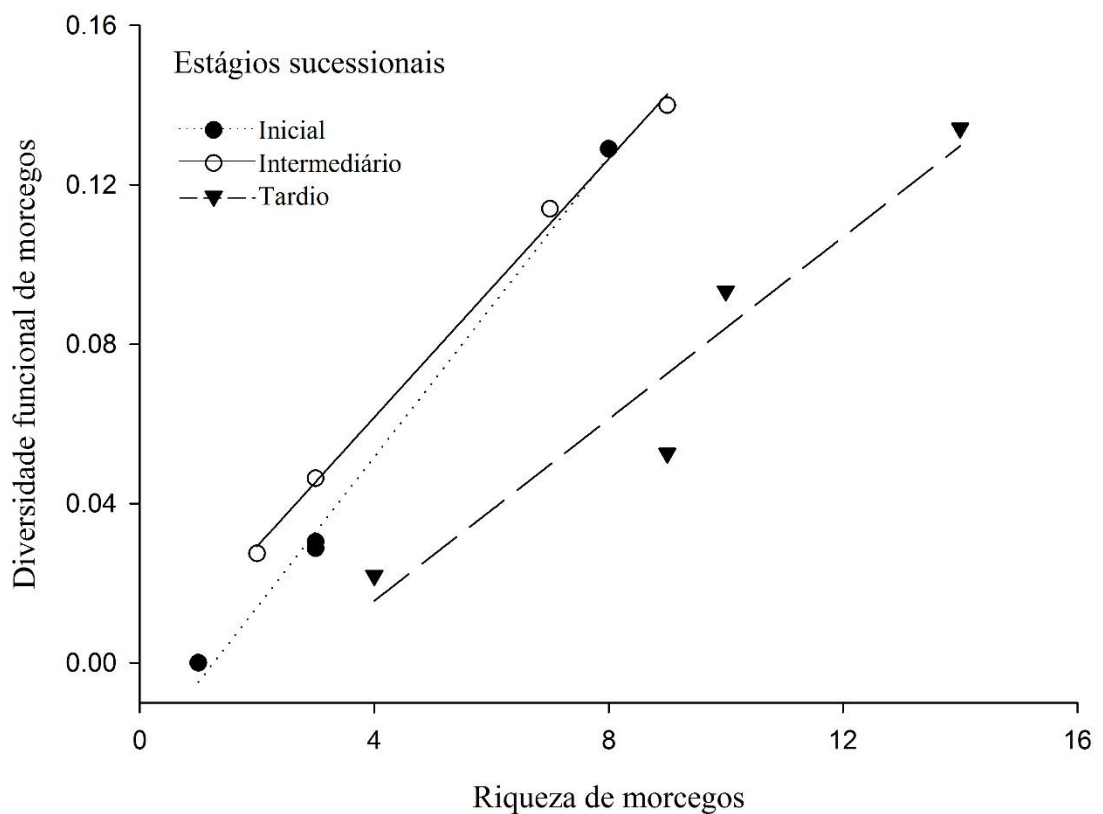
**Tabela 2** – Modelos lineares generalizados construídos para testar o efeito da sucessão secundária, estrutura do habitat e diversidade de plantas sobre a diversidade funcional, filogenética e taxonômica de morcegos em 12 áreas de floresta tropical seca no sudeste brasileiro <sup>a</sup>: Graus de liberdade.



Variável resposta	Variável explicativa	GL <sup>a</sup>	Deviance	GL residual	Deviance residual	F	P
Diversidade funcional de morcegos	Estágios sucessionais	2	0.0027	9	0.0253	1.541	0.28
	Riqueza de morcegos	1	0.0197	10	0.0083	168.34	<b>&lt;0.001</b>
	Riqueza de morcegos*estágios sucessionais	2	0.0074	8	0.0009	31.55	<b>&lt;0.001</b>
	Diversidade funcional de plantas	1	0.0098	10	0.0182	5.360	<b>0.04</b>
	Altura da vegetação	1	0.0035	10	0.0245	1.043	0.34
	Riqueza de plantas	1	0.0007	9	0.0238	0.219	0.65
	Densidade de plantas	1	0.0001	8	0.0237	0.026	0.87
Diversidade filogenética de morcegos	Estágios sucessionais	2	0.3837	9	6.7632	0.287	0.76
	Diversidade filogenética de plantas	1	0.0410	10	7.1059	0.057	0.81
	Altura da vegetação	1	0.4063	10	6.7406	0.438	0.52
	Riqueza de plantas	1	0.1971	9	6.5435	0.212	0.65
	Densidade de plantas	1	0.0007	8	6.5428	0.001	0.97
Diversidade taxonômica de morcegos	Estágios sucessionais	2	0.0455	9	0.7330	0.314	0.74

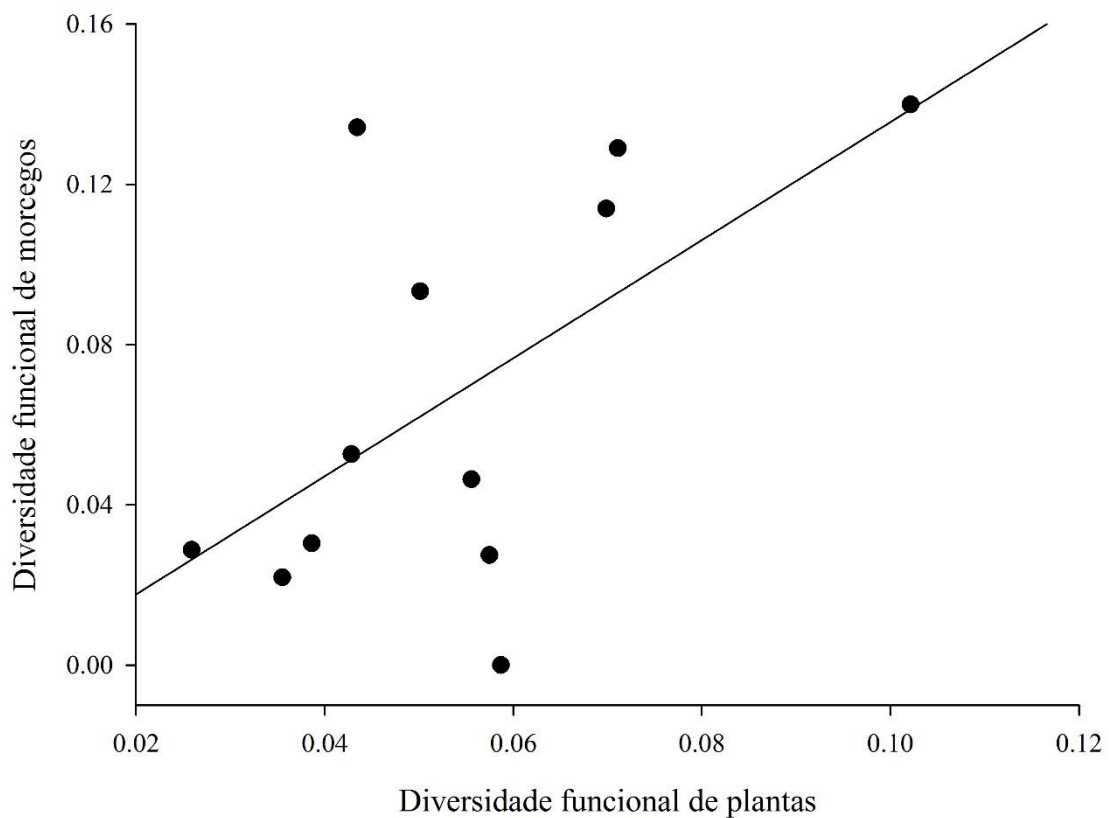
<b>Variável resposta</b>	<b>Variável explicativa</b>	<b>GL<sup>a</sup></b>	<b>Deviance</b>	<b>GL residual</b>	<b>Deviance residual</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Diversidade taxonômica de morcegos	Diversidade taxonômica de plantas	1	0.0258	10	0.7527	0.343	0.57
	Altura da vegetação	1	0.0564	10	0.7221	0.566	0.47
	Riqueza de plantas	1	0.0219	9	0.7001	0.220	0.65
	Densidade de plantas	1	0.0003	8	0.6998	0.003	0.95

A diversidade funcional de morcegos foi altamente relacionada a riqueza de espécies ( $p < 0.001$ ,  $r^2 = 0.96$ ). Adicionalmente, a interação riqueza\*estágio sucessional também foi significativa, demonstrando que o padrão desta interação varia entre áreas em diferentes estágios de regeneração (Fig. 2). Áreas em estágios iniciais de sucessão tendem a apresentar uma relação mais forte entre riqueza e diversidade funcional de morcegos. Ou seja, o aumento de uma espécie de morcego tem maiores impactos (aumento da diversidade funcional) em áreas iniciais de sucessão quando comparadas àquelas em estágios intermediários e tardios.



**Figura 2** – Relação entre diversidade funcional e riqueza de morcegos em 12 áreas de floresta tropical seca de três estágios sucessionais no sudeste do Brasil.

A diversidade (funcional, taxonômica e filogenética) de morcegos não apresentou relação com as variáveis estruturais do habitat (riqueza, densidade e altura de plantas) (Tab. 2). Entretanto, observamos uma relação direta entre a diversidade funcional de morcegos e plantas. Ou seja, a medida que aumenta a diversidade funcional de plantas, é observado um incremento na diversidade funcional de morcegos ( $p= 0.02$ , Fig. 3). Por outro lado, não observamos relação entre a diversidade taxonômica e filogenética de morcegos e a diversidade de plantas (Tab. 2).



**Figure 3** – Relação entre diversidade funcional de morcegos e plantas em 12 áreas de floresta tropical seca do sudeste do Brasil.

## DISCUSSÃO

Em florestas tropicais secas geralmente observa-se um incremento gradual na complexidade estrutural do habitat ao longo da sucessão secundária (Madeira *et al.* 2009; Lebrija-Trejos *et al.* 2010). Por outro lado, estudos recentes indicam que nem sempre a sucessão ocorre de forma predizível sendo que características específicas de cada área parecem ter papel mais proeminente sobre o padrão que será descrito pela sucessão secundária do que outras variáveis tidas como preponderantes, como tempo de abandono ou histórico de uso da terra (Norden *et al.* 2015). A ausência de relação entre a diversidade de morcegos e a sucessão secundária em nosso estudo pode ser explicada pela idiosincrasia do processo sucessional na região estudada já que áreas em um mesmo estágio sucessional apresentam alta discrepância para os valores das diferentes dimensões da diversidade de morcegos. Essa observação é especialmente verdadeira em áreas iniciais de sucessão (Tab. 1). A área em estágio inicial do Parque da Mata Seca, por exemplo, apresentou maiores valores de diversidade taxonômica (0.7), funcional (0.12) e filogenética (2.4) de morcegos do que quase todas as áreas em outras unidades de conservação, independentemente do estágio sucessional observado. Essa alta variação também já foi observada para a riqueza de morcegos em estudos conduzidos em florestas tropicais secas (Avila-Cabadilla *et al.* 2014; Falcão *et al.* 2014). Assim, é possível que nesses ecossistemas, características específicas de uma área, em geral difíceis de serem mensuradas, como proximidade a uma fonte de água ou abrigo, composição de espécies vegetais, diminuição de predadores, dentre outras, podem desempenhar um papel tão importante para a diversidade de morcegos quanto o estágio de sucessão em que se encontra uma área e todas as características gerais associadas a essa condição (*e.g.* complexidade estrutural, altura, densidade e riqueza de plantas).

A riqueza de espécies de morcegos se mostrou um bom preditor da diversidade funcional de morcegos em nosso estudo (veja Fig. 2). A obtenção de traços funcionais para todas as espécies presentes em um ambiente pode ser uma tarefa demorada, trabalhosa e cara, especialmente quando se trata de grupos com elevada riqueza de espécie e amostragens em amplas escalas espaciais (Baraloto *et al.* 2010). Por outro lado, a riqueza de espécies pode sub ou superestimar a diversidade funcional dependendo número ou da natureza dos traços funcionais observados (Lohbeck *et al.* 2012). Assim, especialmente por ser um grupo relativamente bem estudado, e com riqueza local não muito elevada (raramente maior que 50 espécies) sugerimos que, sempre que possível, a diversidade funcional de morcegos seja considerada em estudos que investiguem os efeitos da alteração do habitat sobre este grupo.

A relação entre riqueza de espécies e diversidade funcional pode ser utilizada, ainda, para observar a complementariedade ou redundância funcional entre as espécies (Laliberté *et al.* 2010; Lohbeck *et al.* 2012; Bu *et al.* 2014). Nossos resultados indicaram que essa relação é mais acentuada nos estágios iniciais e intermediários de sucessão do que no tardio. No sentido ecológico, essa diferença indica que nos estágios tardios de sucessão mais espécies desempenham papéis funcionais semelhantes, ou seja, há uma maior redundância entre as espécies que habitam esses locais. Embora a maior redundância funcional entre espécies não seja um indicativo perfeito de maior resiliência de uma área (Laliberté *et al.* 2010), possivelmente áreas tardias de sucessão em florestas tropicais secas são mais resistentes a alterações do habitat, já que eventos que venham a excluir localmente uma espécie de morcego nesses estágios tendem a ser menos prejudiciais do que em ambientes iniciais de sucessão no que diz respeito às perdas de funções ecológicas desempenhadas por esses animais. Além disso, a relação entre riqueza e diversidade funcional observada no presente estudo corrobora a hipótese de perda de

serviços ecossistêmicos em ambientes alterados de florestas tropicais secas proposta em outros estudos, já que estes ambientes geralmente abrigam uma menor riqueza de morcegos quando comparados a ambientes tardios (Falcão *et al.* 2014; Avila-Cabadilla *et al.* 2014).

Descrever os efeitos da estrutura do habitat sobre a comunidade de morcegos é extremamente importante para interpretação dos padrões observados em diferentes estudos e fornecer bases teóricas para desenvolvimento de planos de manejo e conservação específicos para este grupo (Laura M. Cisneros *et al.* 2014; Kalda *et al.* 2015). Em nosso estudo, nenhum dos parâmetros estruturais do habitat (riqueza, densidade e altura de plantas) apresentou relação com as diferentes dimensões da diversidade de morcegos. Diversos estudos demonstram que os morcegos tendem a utilizar o ambiente de uma maneira heterogênea, se deslocando por ambientes estruturalmente mais simples, para diminuir os riscos de injúrias e custos no deslocamento (Bernard and Fenton 2003) e concentrando atividades de forrageio em áreas com maiores disponibilidade de recursos (Thies *et al.* 2006; Rothenwöhler *et al.* 2011). Sendo assim, os efeitos da estrutura do habitat sobre a diversidade de morcegos tendem a ser espécie-específicos e variar bastante entre regiões estudadas (Klingbeil and Willig 2009; Henry *et al.* 2010; Avila-Cabadilla *et al.* 2012).

Complementarmente, a escala de observação é extremamente importante na investigação de padrões de resposta de morcegos a alterações do habitat (Gorresen *et al.* 2005). Por utilizarem o ambiente de forma tão complexa, observações em escalas locais possivelmente não são as mais indicadas para estudos com morcegos. Por exemplo, em nosso estudo, todas as Unidades de Conservação amostradas são semelhantes no que diz respeito à composição de espécies vegetais e estão inseridas num mesmo contexto de

histórico do uso da terra. Entretanto, observamos variação na diversidade funcional de morcegos entre as Unidades, sendo os maiores valores observados no Parque da Mata Seca (Anexo 1). Assim, características da paisagem possivelmente exercem um papel mais importante do que as locais no nosso sistema de estudo. Além disso, florestas tropicais secas são ambientes altamente sazonais, com alta deciduidade foliar nos períodos de escassez hídrica (Sanchez-Azofeifa *et al.* 2005), chegando a 90% na região deste estudo (Pezzini *et al.* 2014). Ou seja, em períodos secos, a maior parte do ambiente é simples e homogêneo, composto basicamente por troncos de árvores sem folhas, diminuindo as diferenças entre habitats distintos. Assim, sugerimos que estudos futuros em florestas tropicais secas utilizem, sempre que possível, mais de uma escala de observação e séries temporais mais longas, a fim de descrever padrões mais consistentes para esses ambientes.

Interações biológicas desempenham um papel fundamental na estruturação de comunidades. A relação entre diversidade funcional de morcegos e plantas observado neste estudo pode ser explicada pelas relações diretas e indiretas entre estes grupos. Plantas constituem a principal fonte de recurso alimentar, através de frutos (frugívoros) e flores (nectarívoros) para diversas espécies de morcegos. Além disso, a estratificação vertical é característica relativamente comum em comunidades de morcegos (Kalko and Jr 2001; Rex *et al.* 2011) e pode estar intimamente relacionada com a variação na altura das espécies arbóreas em um dado local. Ademais, áreas com maior diversidade funcional de plantas possivelmente possuem maior diversidade de insetos, recurso alimentar para espécies de morcegos insetívoras. Ou seja, a diversidade funcional de plantas parece ser uma boa variável para estudos que abordam a relação entre morcegos e estrutura do habitat, sendo possivelmente um indicativo direto sobre a disponibilidade e variedade de recursos diretos e indiretos para estes animais. Sendo assim, estudos que investiguem a



relação diversidade funcional de morcegos e plantas podem trazer importantes contribuições a respeito do que de fato influencia a diversidade de morcegos entre diferentes ambientes, já que a relação entre morcegos e estrutura do habitat tende a ser altamente variável entre diferentes estudos.

Nossos resultados demonstram que as características do habitat numa escala local (*i.e.* estágio sucessional em que se encontra e estrutura vegetal) têm pouca influência sobre a diversidade de morcegos em florestas tropicais secas, possivelmente devido ao uso heterogêneo do habitat por esses animais e características específicas deste ecossistema. Além disso, observamos que a riqueza de espécies é um bom *proxy* para a diversidade funcional de morcegos em florestas tropicais secas. Sendo assim perda de espécies comumente observada em ambientes alterados possivelmente acarreta em perda de serviços ecossistêmicos prestados por esses animais nestes locais. Por fim, verificamos que a diversidade funcional de morcegos é diretamente afetada pela diversidade de plantas, possivelmente em função dos recursos direta e indiretamente oferecidos por estas aos morcegos.

## REFERÊNCIAS

- Arroyo-Rodríguez, V., Cavender-Bares, J., Escobar, F., Melo, F. P. L., Tabarelli, M., Santos, B. a. (2012) Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *J. Ecol.* **100**, 702–711.
- 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**, e35228.
- Avila-Cabadilla, L. D., Stoner, K. E., Nassar, J. M., Espírito-Santo, M. M., Alvarez-Añorve, M. Y., Aranguren, C. I., Henry, M., González-Carcacía, J. a., Dolabela Falcão, L. a., Sanchez-Azofeifa, G. A. (2014) Phyllostomid Bat Occurrence in Successional Stages of Neotropical Dry Forests (ed D. Russo). *PLoS One*. **9**, e84572.
- Baraloto, C., Timothy Paine, C. E., Patiño, S., Bonal, D., Hérault, B., Chave, J. (2010) Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. *Funct. Ecol.* **24**, 208–216.
- Bernard, E., Fenton, M. B. (2003) Bat Mobility and Roosts in a Fragmented Landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica*. **35**, 262–277.
- Botta-Dukat, Z. (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity on multiple traits. *J. Veg. Sci.* **16**, 533–540.
- Bu, W., Zang, R., Ding, Y. (2014) Functional diversity increases with species diversity along successional gradient in a secondary tropical lowland rainforest. *Trop. Ecol.* **55**, 393–401.
- de Carvalho, R. A., Cianciaruso, M. V., Trindade-Filho, J., Sagnori, M. D., Loyola, R. D. (2010) Drafting a blueprint for functional and phylogenetic diversity conservation in the Brazilian cerrado. *Nat. a Conserv.* **8**, 171–176.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., Batalha, M. A. (2009) Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotrop.* **9**, 93–103.
- 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. *J. Anim. Ecol.* doi: 10.1111/1365-2656.12201.
- Cisneros, L. M., Fagan, M. E., Willig, M. R. (2014) Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity (ed R. Mac Nally). *Divers. Distrib.* doi: 10.1111/ddi.12277.
- Clarke, K. R., Warwick, R. M. (1999) The taxonomic distinctness measure of biodiversity measure: weighing of step lengths between hierarchical levels. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* doi: 10.3354/meps184021.

- Crawley, M. (2007) *The R book*. Wiley.
- Ernst, R., Linsenmair, K. E., Rödel, M. O. (2006) Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biol. Conserv.* **133**, 143–155.
- Falcão, L. A. D., do Espírito-Santo, M. M., Leite, L. O., Garro, R. N. S. L., Avila-Cabadilla, L. D., Stoner, K. E. (2014) Spatiotemporal variation in phyllostomid bat assemblages over a successional gradient in a tropical dry forest in southeastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* **30**, 123–132.
- Farneda, F. Z., Rocha, R., López-Baucells, A., Groenenberg, M., Silva, I., Palmeirim, J. M., Bobrowiec, P. E. D., Meyer, C. F. J. (2015) Trait-related responses to habitat fragmentation in Amazonian bats. *J. Appl. Ecol.* doi: 10.1111/1365-2664.12490.
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M., DeClerck, F. (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol. Lett.* **12**, 22–33.
- Gorresen, P. M. M., Willig, M. R. M. R., Strauss, R. E. R. E. (2005) Multivariate Analysis of Scale-Dependent Associations between Bats and Landscape Structure. *Ecol. Soc. of Am.* **15**, 2126–2136.
- Hammer, Ø., Harper, D. a. T., Ryan, P. D. (2001) Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* **4**, 9–18.
- Harper, K. a., Macdonald, S. E., Burton, P. J., Chen, J., Brososke, K. D., Saunders, S. C., Euskirchen, E. S., Roberts, D., Jaiteh, M. S., Esseen, P. A. (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv. Biol.* **19**, 768–782.
- Henry, M., Cosson, J. F., Pons, J. M. (2010) Modelling multi-scale spatial variation in species richness from abundance data in a complex neotropical bat assemblage. *Ecol. Modell.* **221**, 2018–2027.
- Kalda, O., Kalda, R., Liira, J. (2015) Multi-scale ecology of insectivorous bats in agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* doi: 10.1016/j.agee.2014.08.028.
- Kalko, E., Jr, C. H. (2001) Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecol.*
- Klingbeil, B. T., Willig, M. R. (2009) Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *J. Appl. Ecol.* **46**, 203–213.
- Laliberté, E., Wells, J. a., Declerck, F., Metcalfe, D. J., Catterall, C. P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S. P., Ding, Y., Fraterrigo, J. M., McNamara, S., Morgan, J. W., Merlos, D. S., Veski, P. a., Mayfield, M. M. (2010) Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecol. Lett.* **13**, 76–86.

- Lebrija-Trejos, E., Meave, J. a., Poorter, L., Pérez-García, E. a., Bongers, F. (2010) Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **12**, 267–275.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. (2012) Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **14**, 89–96.
- Madeira, B. G., Espírito-Santo, M. M., Neto, S. D., Nunes, Y. R. F., Arturo Sánchez Azoifeifa, G., Wilson Fernandes, G., Quesada, M. (2009) Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecol.* **201**, 291–304.
- Magurran, A. E. (2004) *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing.
- Mayfield, M. M., Ackerly, D., Daily, G. C. (2006) The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes. *J. Ecol.* **94**, 522–536.
- Norden, N., Angarita, H. a., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I., van Breugel, M., Lebrija-Trejos, E., Meave, J. a., Vandermeer, J., Williamson, G. B., Finegan, B., Mesquita, R., Chazdon, R. L. (2015) Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proc. Natl. Acad. Sci.* doi: 10.1073/pnas.1500403112.
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., McMahon, T. A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci. Discuss.* **4**, 439–473.
- Petchey, O. L., Gaston, K. J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Lett.*
- Petchey, O. L., Gaston, K. J. (2006) Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* **9**, 741–758.
- Pezzini, F. F., Ranieri, B. D., Brandão, D. O., Fernandes, G. W., Quesada, M., Espírito-Santo, M. M., Jacobi, C. M. (2014) Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant Biosyst. - An Int. J. Deal. with all Asp. Plant Biol.*, 1–10.
- R Development Team (2014) R: A language and environment for statistical computing.
- 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. *J. Trop. Ecol.* **27**, 211–222.
- Ricotta, C. (2003) On parametric evenness measures. *J. Theor. Biol.* **222**, 189–197.
- Rothenwöhrer, C., Becker, N. I., Tschapka, M. (2011) Resource landscape and spatio-temporal activity patterns of a plant-visiting bat in a Costa Rican lowland rainforest. *J.*

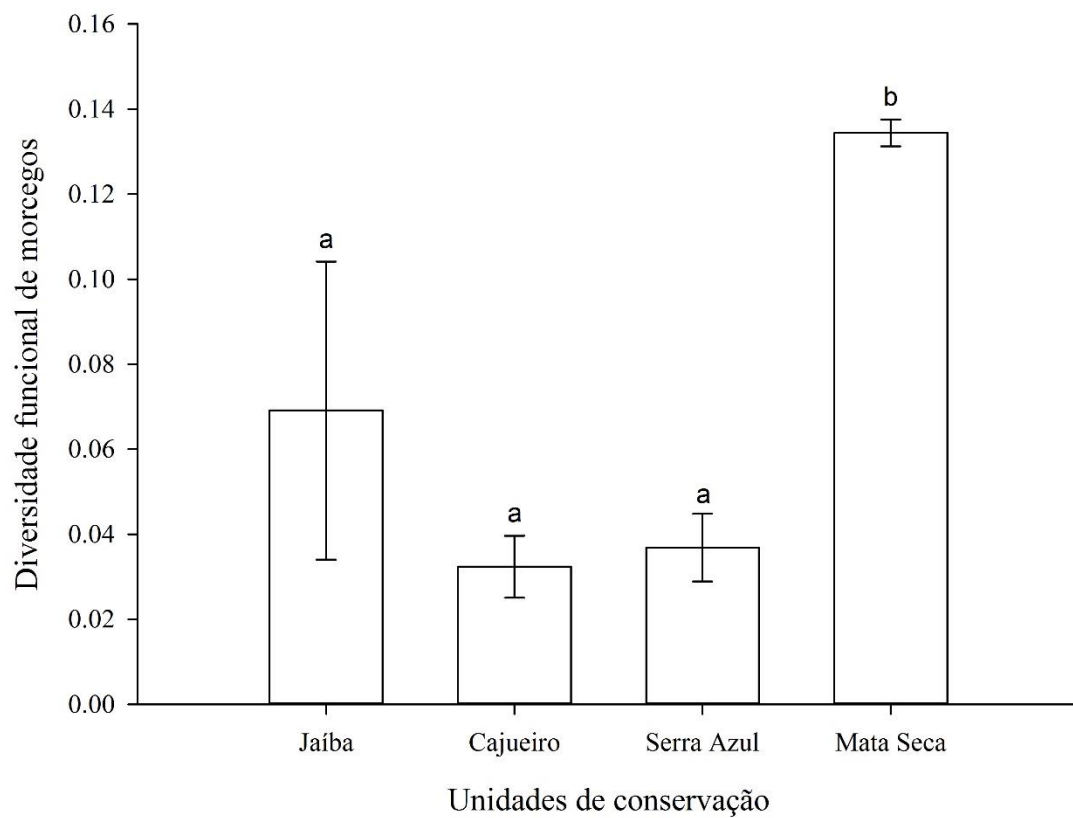
*Zool.* **283**, 108–116.

Sanchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodriguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E. L., Calvo-Alvarado, J. C., Kalacska, M. E. R., Fajardo, L., Gamon, J. a., Cuevas-Reyes, P. (2005) Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*. **37**, 477–485.

Thies, W., Kalko, E. K. V., Schnitzler, H.-U. (2006) Influence of Environment and Resource Availability on Activity Patterns of *Carollia Castanea* (Phyllostomidae) in Panama. *J. Mammal.* **87**, 331–338.

Tilman, D. (1991) Functional diversity. In: *Enciclopedia of biodiversity* (ed S. A. Levin) pp. 109–120 Academic Press, San Diego.

**Anexo 1** – Diversidade funcional de morcegos em quatro unidade de conservação no sudeste do Brasil (média  $\pm$ EP). Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças significativas ( $p < 0.05$ ).



**Anexo 2** – Traços funcionais de 17 espécies de morcegos capturadas em áreas de floresta tropical seca brasileiras. Veja o texto para maiores detalhes sobre a escolha e origem dos traços funcionais.

<b>Espécie</b>	<b>Guilda</b>	<b>Estratificação</b>	<b>Peso</b>	<b>Sensibilidade</b>	<b>Mobilidade</b>
<i>Artibeus lituratus</i>	Frugívoro	Dossel	73.5	-0.6	Alta
<i>Artibeus planirostris</i>	Frugívoro	Indiferente	54.5	-0.52	Media
<i>Carollia perspicillata</i>	Frugívoro	Sub-bosque	16.5	-0.27	Media
<i>Chrotopterus auritus</i>	Carnívoro	Sub-bosque	77.15	-1	Alta
<i>Desmodus rotundus</i>	Hematófago	Sub-bosque	32.5	-0.65	Alta
<i>Diphylla ecaudata</i>	Hematófago	Sub-bosque	33.5	-1	Media
<i>Glossophaga soricina</i>	Nectarívoro	Indiferente	15.5	-0.12	Media
<i>Lonchophylla dekeyseri</i>	Nectarívoro	Indiferente	10.5	-0.66	Baixa
<i>Micronycteris sanborni</i>	Insetívoro catador	Sub-bosque	6.75	-0.75	Baixa
<i>Mimon bennettii</i>	Insetívoro catador	Sub-bosque	23.35	-1	Media
<i>Mimon crenulatum</i>	Insetívoro catador	Sub-bosque	13.9	-0.84	Baixa
<i>Phylloderma stenops</i>	Onívoro	Sub-bosque	53	-0.5	Alta
<i>Phyllostomus discolor</i>	Onívoro	Indiferente	38.5	-0.45	Baixa
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Onívoro	Sub-bosque	88	-0.57	Alta
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	Frugívoro	Indiferente	23	-0.33	Media
<i>Tonatia bidens</i>	Insetívoro catador	Indiferente	28	-1	Media
<i>Uroderma magnirostrum</i>	Frugívoro	Indiferente	17.25	-1	Alta

## **CAPÍTULO III**

**Gargalos Evolutivos são os Principais Responsáveis pela Estruturação de  
uma Rede de Interação Morcego -Ectoparasito em Áreas de Floresta  
Tropical Seca**



## RESUMO

A utilização de análises de redes para o entendimento de sistemas complexos é antiga, sendo bastante empregada nas últimas décadas para sistemas biológicos. Entretanto, a maior parte do conhecimento acumulado provém de estudos com redes de interação mutualísticas, sendo ainda incipientes aqueles em sistemas de interações antagonísticas. Neste contexto, o objetivo do presente trabalho foi caracterizar e comparar redes de interações morcegos – ectoparasitos em duas regiões de floresta tropical seca brasileiras. Para tal, morcegos e ectoparasitos foram capturados em seis pontos de amostragem na região norte e central do estado de Minas Gerais, sudeste brasileiro. Medidas de aninhamento, conectância e número de compartimentos foram calculadas e comparadas entre as regiões de amostragem, bem como a centralidade para as espécies de morcegos e especialização para os ectoparasitos. Além disso, testamos o efeito da distância filogenética das espécies de morcegos na composição de ectoparasitos associados a estas. Redes de interação morcegos-ectoparasitas são altamente compartimentadas mas fracamente aninhadas e conectadas. Além disto, a riqueza de espécies de hospedeiros influenciou negativamente o aninhamento e a conectância, mas apresentou uma relação positiva com o número de compartimentos. Provavelmente, esses resultados estão relacionados a alta especialização observada para as espécies de ectoparasitos estudadas, já que estas em geral utilizam somente uma espécie de morcego como hospedeira, gerando redes com poucas interações. Observamos ainda que a abundância é o principal fator para a colonização de uma espécie de morcegos por ectoparasitos, sendo que quanto mais abundante, maior riqueza de ectoparasitos ela possui. Por fim, demonstramos que espécies de morcegos mais próximas filogeneticamente apresentam uma fauna de ectoparasitos mais similar, resultado que pode ser associado às respostas evolutiva dos ectoparasitos aos mecanismos de fuga associados à diferentes espécies de morcegos.

Provavelmente

## INTRODUÇÃO

A análise de redes é uma abordagem matemática bastante antiga mas que vem crescendo em outras áreas da ciência especialmente nas últimas décadas (Butts 2009) e tem contribuído bastante para o entendimento de sistemas ecológicos de maneira mais completa (Bascompte 2009). Por exemplo, até pouco tempo atrás acreditava-se que interações entre pares de espécies caminhavam no sentido de maior especialização, ou seja, a coevolução levaria a um maior nível de interdependência entre duas espécies que estão interagindo (Bascompte 2010). Entretanto, provavelmente esse não é o padrão mais comum em sistemas naturais. Em redes de interação mutualística, observou-se que as espécies tendem a interagir de forma aninhada: espécies especialistas (com menor número de ligações) relacionam-se mais com espécies generalistas (que fazem maior número de ligações na rede) (Bascompte *et al.* 2003). A descrição deste padrão contribuiu bastante para o entendimento de como este tipo de interação se mantém em uma comunidade biológica e qual a sua função para a estabilidade da mesma (Bastolla *et al.* 2009). Ou seja, elucidou uma questão discutida por décadas na ecologia.

Se por um lado redes mutualísticas apresentam um padrão aninhado, redes de interações antagonísticas tendem a apresentar uma topologia compartimentada. Neste sistema, grupos de espécies interagem mais entre si do que com o restante da rede, formando subgrupos (compartimentos) na rede geral (Bascompte 2010; Thebault and Fontaine 2010; Poulin 2010). Essa característica pode ser explicada principalmente pelo maior grau de especialização geralmente observado entre os pares de espécies neste tipo de relação. Interações entre parasito-hospedeiro, por exemplo, frequentemente envolvem mecanismos

de especialização mais estreitos, já que em geral estão relacionados a algum dano para a espécie parasitada. Assim, é esperado que respostas fisiológicas e comportamentais sejam desenvolvidas pela espécie afetada, selecionando espécies de parasitos que de alguma forma consigam burlar essas defesas (Dick and Patterson 2007; Dick 2007). Portanto, redes que apresentam maior grau de interdependência entre as espécies apresentam um menor número de vértices (riqueza de espécies) e são caracterizadas por alta compartimentalização (Guimarães *et al.* 2007). Embora análises de redes envolvendo parasitos hospedeiros possam fornecer informações importantes, como a rota de transmissão de patógenos ou doenças, somente recentemente estudos envolvendo o tema se tornaram mais frequentes (Poulin 2010).

Estudos envolvendo morcegos e seus ectoparasitos são abundantes na literatura (Moras *et al.* 2013; Melo Soares 2013; Graciolli *et al.* 2010; Eriksson *et al.* 2011; Dick and Gettinger 2005). Entretanto, a grande maioria destes é focado em descrições da relação morcego-parasito e, embora importantes para ampliar o conhecimento sobre o grupo, são pouco informativos sobre o contexto geral desta interação (Vasconcelos *et al.* 2015). Neste sentido, análises de redes envolvendo morcegos e seus ectoparasitos podem trazer importantes contribuições para o entendimento geral deste sistema, uma vez que permitem a análise da comunidade como um todo, ao invés de abordagens par a par entre hospedeiro-parasitos (Poulin 2010).

Dípteros das famílias Streblidae e Nycteribiidae, também conhecidos como *bat flies* são ectoparasitos comuns em morcegos. São animais hematófagos, com ampla distribuição geográfica e, em sua maioria, altamente especializados (Dick 2007; Dick and Patterson 2007). Fatores como sexo, estágio reprodutivo, fidelidade ao abrigo e condição corporal já

foram descritos como importantes controladores para a relação morcegos-ectoparasitos (Bertola *et al.* 2005; Patterson *et al.* 2008; Lourenço and Palmeirim 2007), entretanto esses resultados ainda não são consistentes entre diferentes estudos. Pesquisas recentes com diferentes grupos de vertebrados indicam que, dentre outros fatores, as relações filogenéticas entre hospedeiros influenciam a composição de parasitos devido a história evolutiva compartilhada entre estes animais (Brito *et al.* 2014; Bellay *et al.* 2015; Krasnov *et al.* 2012). Embora bastante intuitiva e cogitada em estudos descritivos, essa relação ainda não foi estudada para morcegos e seus ectoparasitos.

Neste contexto, o objetivo do presente estudo foi descrever a rede de interação entre morcegos e ectoparasitos e compará-las entre diferentes regiões de floresta tropical seca. Especificamente, esperamos que: (i): a estrutura da rede de interação morcego – ectoparasitos varia entre diferentes ambientes e em função da riqueza de hospedeiros; (ii) as propriedades dos vértices (espécies) que compõem a rede de interação morcegos - ectoparasitos variam entre ambientes, especificamente: o número de ligações (centralidade) realizado por uma espécie de morcego é diretamente relacionado à sua abundância, sendo esse padrão consistente entre ambientes; e a especialização dos ectoparasitos (*d*) varia entre diferentes regiões (iii) espécies de morcegos mais próximas filogeneticamente possuem maior similaridade na fauna de ectoparasitos associados, sendo essa relação independente da região analisada.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Área de estudo

O estudo foi conduzido em seis áreas (daqui em diante denominadas *sites*) de floresta tropical seca (FTS) distribuídas em quatro Unidades de Conservação no Estado de Minas Gerais, sudeste brasileiro. Três *sites* localizados na região central do Estado, na Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira (Serra do Cipó), sob influência do Cerrado e Campos Rupestres; três Unidades de Conservação no norte de Minas Gerais: Parque Estadual Lagoa do Cajueiro e Reservas Biológicas do Jafba e da Serra Azul, localizadas em uma área de transição entre Cerrado e Caatinga.

Na região da Serra do Cipó as áreas de floresta tropical seca estão dispostas em manchas de vegetação localizadas principalmente em topos de formações rochosas calcárias. Nestas condições, as florestas secas apresentam características particulares em comparação com aquelas localizadas em outras regiões, como maior influência do bioma do entorno e maior heterogeneidade quanto a composição florística (Coelho *et al.* 2014). O clima da região é classificado como Cwb, apresentando verões chuvosos e invernos secos (Peel *et al.* 2007). A temperatura média local varia entre 17.9 e 19.8 °C e a precipitação em torno de 1500 mm anuais (Madeira and Fernandes 1999).

No Norte de Minas Gerais, o clima predominante é o Aw (Peel *et al.* 2007), com estação seca bem definida entre os meses de abril e setembro. A vegetação é caracterizada por um mosaico de manchas de vegetação de floresta tropical seca com a maioria das plantas perdendo pelo menos 90% de suas folhas no período de estiagem (Pezzini *et al.* 2014). A precipitação anual média é de 871 mm e temperatura 24 °C.

## **Amostragem de morcegos e ectoparasitos**

Em cada um dos *sites* (6) foram selecionadas três áreas para captura dos morcegos, totalizando 18 unidades amostrais. Na Serra do Cipó foram realizadas 36 noites de amostragem entre janeiro de 2012 e setembro de 2013, totalizando um esforço amostral de 1800 horas.rede (36 noites \* 5 horas \* 10 redes). Já no Norte de Minas, foram amostradas 54 noites entre outubro de 2012 e agosto de 2013, com um esforço total de 2700 horas.rede. Para captura dos morcegos, foram utilizadas 10 redes de neblina por noite (12 x 2.5 m, poliéster 16 mm), dispostas arbitrariamente no interior da mata, abertas durante cinco horas a partir do anoitecer e revisadas a cada 30 minutos. Todos os indivíduos capturados foram acondicionados individualmente em sacos de algodão para posterior triagem e identificação.

Durante a triagem, os morcegos foram minuciosamente inspecionados em busca de dípteros ectoparasitos das famílias Strebilidae e Nycteribiidae. Quando encontrados, esses foram capturados com auxílio de pinças e acondicionados em tubos eppendorfs com álcool 70%. A identificação dos ectoparasitos foi feita no Laboratório de Ecologia e Controle Biológico de Insetos da Universidade Estadual de Montes Claros com o auxílio de chaves taxonômicas (Guerrero 1994a, 1994b, 1995, 1996, 1997; Guimarães 1966).

## **Análise dos dados**

Oito matrizes binárias de interação morcegos-ectoparasitos foram construídas em duas escalas: por *sites* (6 matrizes) e por regiões (2). As primeiras foram utilizadas para verificar a estrutura das redes entre as regiões e sua relação com a riqueza de morcegos e (hipótese 1), sendo as demais utilizadas para testar mudanças nas propriedades dos vértices (espécies) entre os locais de amostragem. As espécies de morcegos (hospedeiros) foram

inseridas como linhas e os ectoparasitos como colunas das matrizes formando diferentes lados da rede, sendo as ligações permitidas somente entre eles.

Para analisar a topologia das redes, medidas de aninhamento, conectância e número de compartimentos foram calculadas para cada *site*. O aninhamento, calculado através da métrica NODF (Almeida-Neto *et al.* 2008), varia de 0 a 100, sendo 0 ausência absoluta de aninhamento e 100 redes perfeitamente aninhadas. Já a conectância, foi obtida através do cálculo da proporção de ligações observadas em uma rede com base no número de ligações possíveis. Assim, quanto maiores os valores de conectância, mais ligadas entre si estão as espécies que compõe a rede. Por fim, a compartimentalização da rede foi analisada com base no número de compartimentos observados para esta, sendo compartimento um conjunto de espécies que interagem entre si mas não com o restante da rede. Com relação às propriedades dos vértices, a centralidade por grau foi calculada para as espécies de morcegos e a especialização para as espécies de ectoparasitos com base nas redes por região. A centralidade é o número de ligações que uma espécie possui dentro da rede, ou seja, com quantas outras espécies ela interage. Já a especialização, calculada através da métrica (*d*) (Blüthgen *et al.* 2006), indica o quão fortemente uma espécie se relaciona com outra da rede baseado em aleatorizações entre os parceiros possíveis. Neste índice, valores próximos a 1 indicam espécies muito especializadas sendo o oposto interpretado para valores próximos a 0. Todas as métricas foram obtidas através do pacote “bipartite” versão 2.05 (Dormann *et al.* 2015) para o programa R (R Development Team 2014).

Para comparar a topologia da rede entre diferentes regiões e em função da riqueza de hospedeiros, foram construídos modelos lineares generalizados (GLM) sendo o aninhamento, conectância e número de compartimentos variáveis resposta inseridas em

diferentes modelos e a riqueza de morcegos e local de amostragem variáveis explicativas. Para propriedades dos vértices, a centralidade (variável resposta) foi comparada entre locais e em função da abundância (variáveis explicativas) para as espécies de morcegos e a especialização ( $d$ ) entre as regiões de amostragem para as espécies de ectoparasitos.

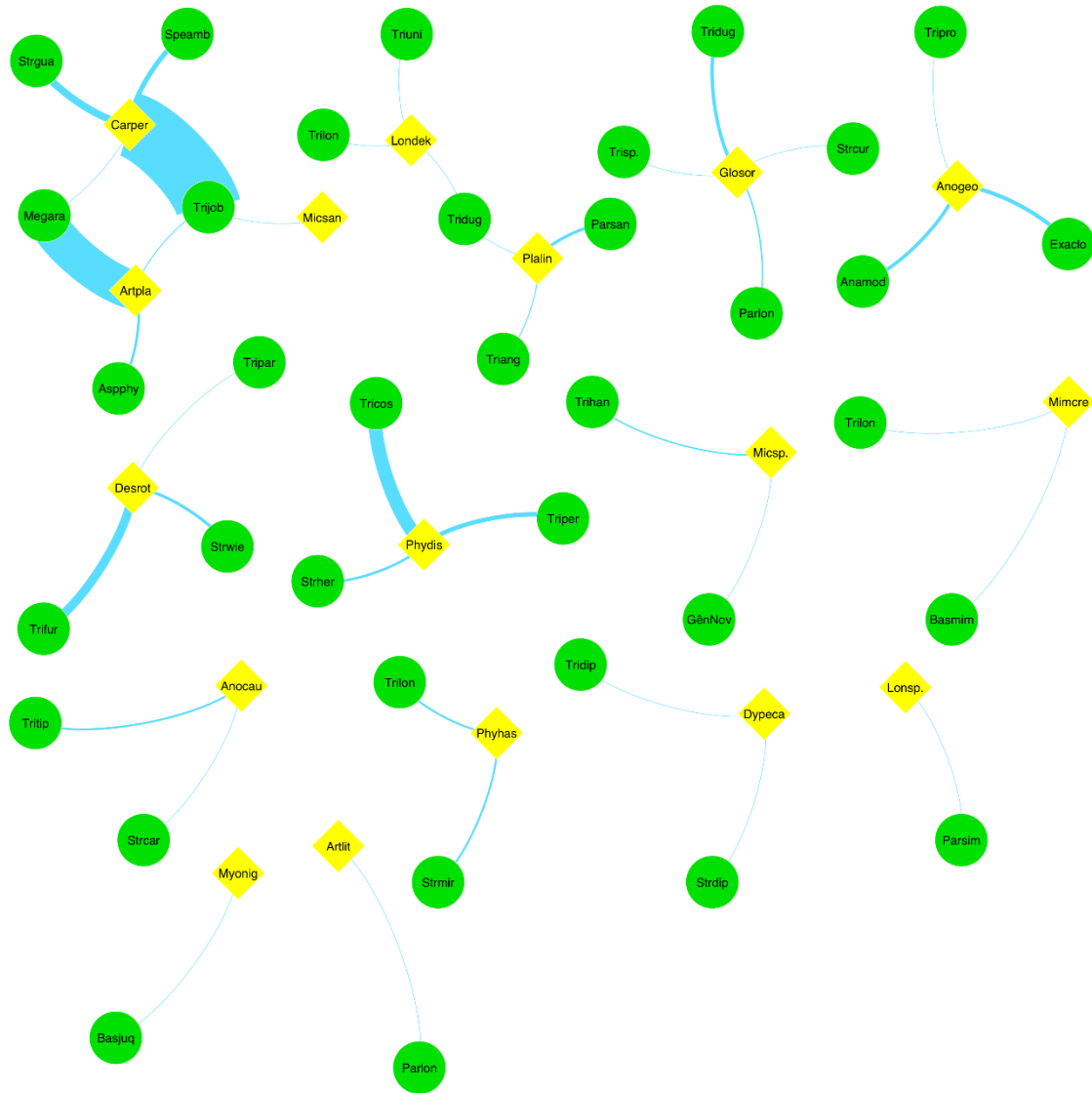
A distância filogenética entre as espécies de morcegos amostradas foi obtida com base em estimativas de diferentes estudos (*super-tree*) (Jones *et al.* 2002) disponível no pacote “ape” versão 3.3 (Paradis *et al.* 2004) para o programa R (R Development Team 2014). Para a análise da composição de ectoparasitos, matrizes de distância euclidiana entre as espécies de morcegos baseada na incidência (presença/ausência) de ectoparasitos foram construídas com auxílio do software Past 3.09 (Hammer *et al.* 2001). A relação entre as duas variáveis foi testada através de modelos lineares generalizados sendo a distância na composição de ectoparasitos a variável explicativa e a distância filogenética entre as espécies de morcegos variável resposta.



## RESULTADOS

No total, foram amostrados 575 morcegos, distribuídos em duas famílias e 24 espécies. Em 17 destas (260 indivíduos) foram coletados 708 ectoparasitos pertencentes a 35 espécies, sendo uma ainda não descrita na literatura. As espécies de morcegos mais abundantes foram *Artibeus planirostris*, *Carollia perspicillata* e *Desmodus rotundus*, com 225, 159 e 52 indivíduos capturados, respectivamente. No que diz respeito aos ectoparasitos, *Trichobius joblingi* e *Megistopoda aranea* foram as espécies mais comumente coletadas. No geral, a grande maioria das espécies de parasitos foram classificadas como monoexênicas (exclusivas a uma espécie de hospedeiro), sendo somente quatro parasitos não exclusivas: *Trichobius joblingi* (3 espécies de hospedeiros), *Megistopoda aranea*, *Paraeuctenodes longipes* e *Trichobius* sp. (complexo *dugesii*), parasitos de duas espécies cada (para descrição detalhada das associações veja Vasconcelos et al. 2015).

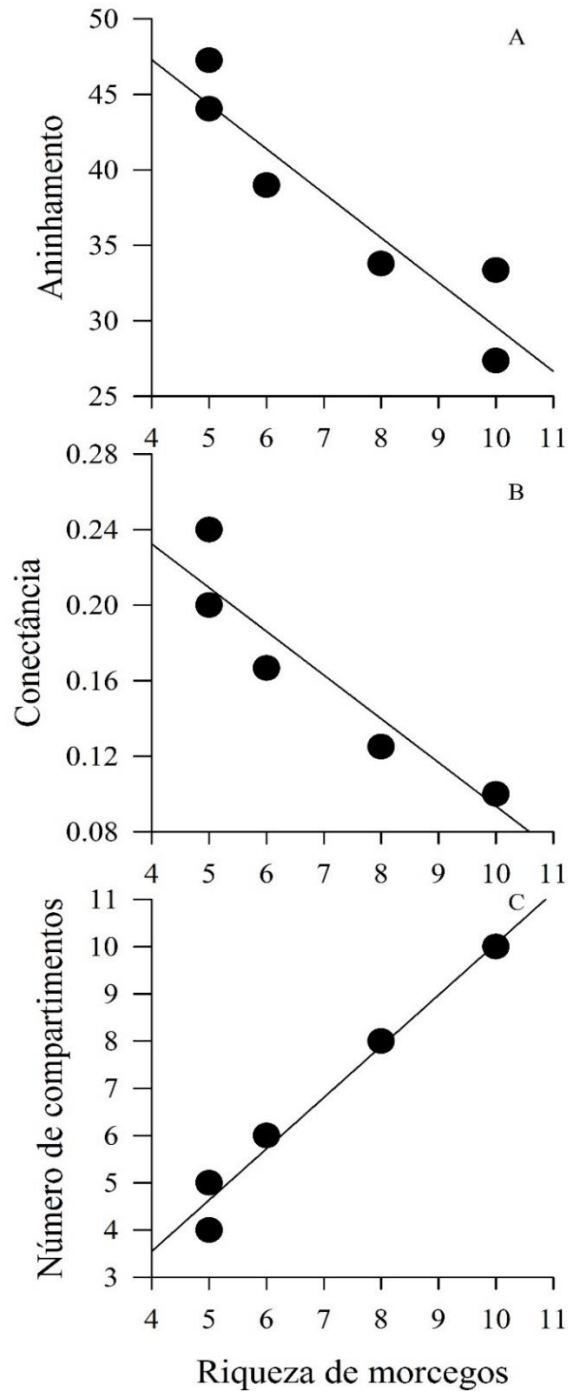
A rede morcego-ectoparasitos possui uma estrutura pouco aninhada (NODF = 1.78) e conectada (0.065), mas altamente compartimentada (14) (Fig. 1). O mesmo foi observado para as diferentes regiões estudadas, não sendo verificadas diferenças significativas na estrutura da rede entre a Serra do Cipó e o Norte de Minas Gerais (Tab 1). Por outro lado, o aninhamento, conectância e o número de compartimentos das redes foram relacionados à riqueza de morcegos: redes de interação morcegos – ectoparasitos em áreas com um maior número de hospedeiros possuem menor aninhamento e conectância, além de um maior número de compartimentos (Fig. 2 A, B, C).



**Figura 1** - Rede de interação entre morcegos e dípteros ectoparasitos em seis áreas de Floresta Tropical Seca distribuídas em duas regiões do estado de Minas Gerais, Brasil. Círculos representam espécies de morcegos e triângulos espécies de ectoparasitos. Linhas entre os vértices indicam a utilização da espécie de morcego pelo parasito. A espessura das linhas que ligam duas espécies indica o número de vezes que a interação foi observada. Para nomes completos das espécies veja apêndice 1 e 2.

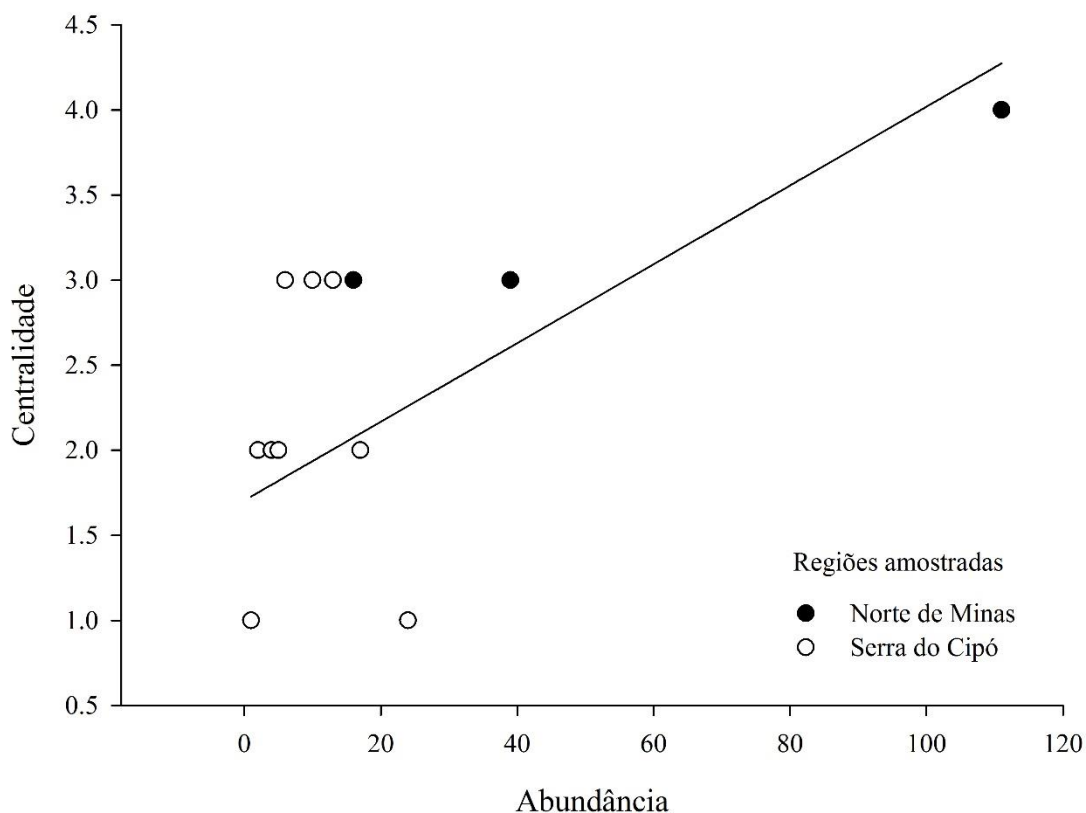
**Tabela 1** - Valores médios ( $\pm$  EP) de aninhamento, conectância e número de compartimentos de redes de interação morcegos – ectoparasitos em seis áreas Floresta Tropical Seca distribuídas em duas regiões do estado de Minas Gerais, Brasil. Valores de F e p foram obtidos com base em Modelos Lineares Generalizados. Para nenhum dos parâmetros foi encontrada diferença significativa ( $p > 0.005$ )

Propriedades da rede	Regiões		F	p
	Serra do Cipó	Norte de Minas		
Aninhamento	0	1.21 $\pm$ 1	1	0.37
Conectância	0.108 $\pm$ 0.01	0.202 $\pm$ 0.02	0.058	0.832
Número de compartimentos	9.333 $\pm$ 0.67	5 $\pm$ 0.58	0.03	0.959



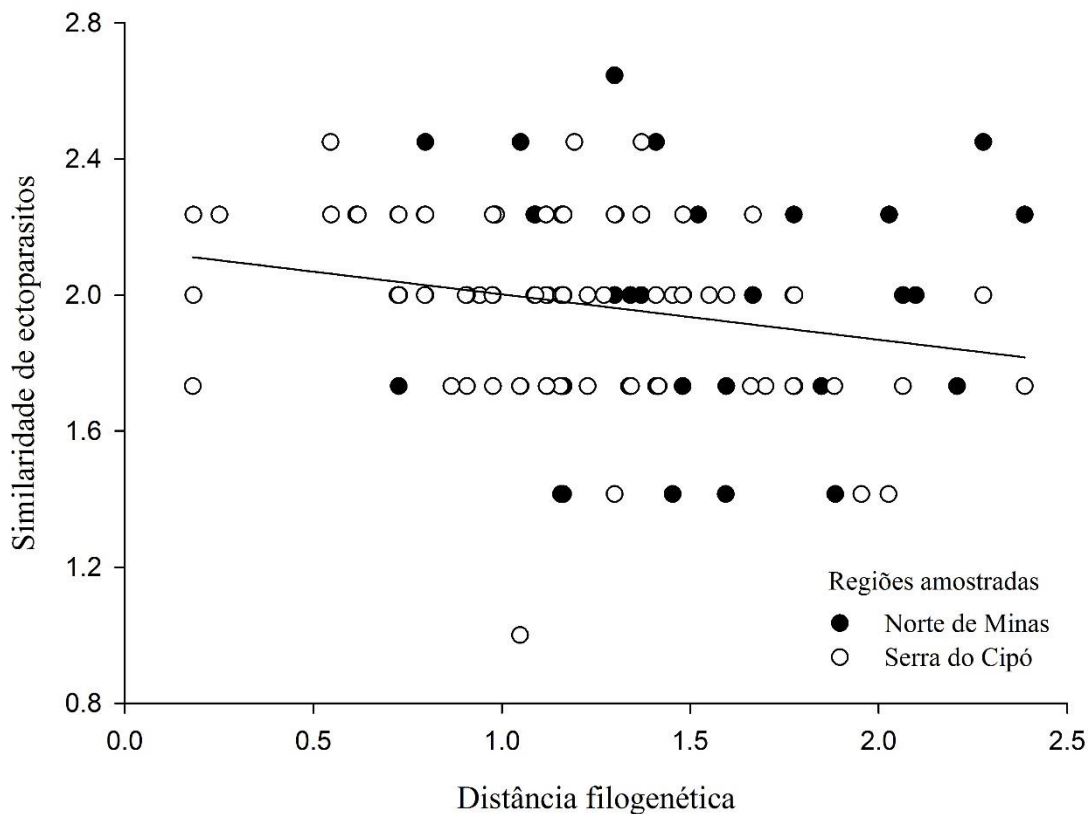
**Figura 3** - Relações entre o aninhamento, conectância e número de compartimentos em redes de interação entre morcegos e dípteros ectoparasitos com a riqueza de espécies de morcegos em seis áreas de floresta tropical seca distribuídas em duas regiões do estado de Minas Gerais, Brasil

Somente a abundância de hospedeiros foi relacionada às propriedades dos vértices (espécies) no presente estudo sendo observada uma relação direta entre centralidade e abundância de morcegos ( $p < 0.001$ ). Ou seja, espécies de morcegos mais abundantes apresentam uma maior riqueza de ectoparasitos associada, sendo essa relação verdadeira para as duas regiões amostradas (Fig. 3). Por outro lado, não foi observada variação na especialização dos parasitos entre áreas da Serra do Cipó ( $d = 0.71 \pm 0.03$ ) e Norte de Minas  $0.61 \pm 0.06$ ) (média  $\pm$  EP,  $p = 0.145$ ).



**Figura 3-** Relação entre abundância de uma espécie de morcego e sua centralidade em uma rede de interação morcegos e dípteros ectoparasitos em seis áreas de Floresta Tropical Seca distribuídas em duas regiões do estado de Minas Gerais, Brasil

As relações filogenéticas entre as espécies de morcegos influenciaram a comunidade de ectoparasitos no presente estudo sendo observada uma relação inversa entre distância filogenética e similaridade de ectoparasitos. Assim, quanto mais próximas filogeneticamente são duas espécies de morcegos, mais similares serão as comunidades de dípteros ectoparasitos associadas (Fig. 4).



**Figura 4** - Relação entre similaridade da comunidade de dípteros ectoparasitos (distância euclidiana) e a distância filogenética para 17 espécies de morcegos em seis áreas de floresta tropical seca distribuídas em duas regiões do estado de Minas Gerais, Brasil. Cada ponto na figura representa uma medida entre duas espécies de morcegos.

## DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstraram que redes de interação envolvendo morcegos e dípteros ectoparasitos são altamente compartimentadas e fracamente aninhadas e conectadas, sendo esse padrão consistente entre as diferentes regiões amostradas. A consistência da estrutura das redes possivelmente está relacionada às características intrínsecas de redes complexas já que estas raramente podem ser consideradas aleatórias e, mais que isso, em geral possuem arquiteturas bastante similares, independentemente do tipo ou escala de observação (Barabási 2009; Wang and Chen 2003). Portanto, apesar das características das florestas tropicais secas analisadas neste estudo serem distintas entre as regiões, a estrutura da rede de interação morcego – ectoparasito se mantém estável entre estas, sendo influenciada por outras variáveis como a riqueza de hospedeiros.

A riqueza de espécies que compõe redes de interação ectoparasito-hospedeiro já foi descrita como boa preditora para o aninhamento da rede (Graham *et al.* 2009). Entretanto, neste estudo os autores observaram uma relação direta entre essas duas variáveis. Nossos resultados demonstram o padrão oposto: em áreas com menor número de espécies de hospedeiros, observa-se maior aninhamento e conectância. Essa aparente contradição pode ser explicada pela natureza da interação morcego – ectoparasito. Em geral, dípteros ectoparasitos de morcegos são altamente especializados, a despeito de algumas espécies possuírem características que facilitam sua dispersão, como capacidade de voar (Dick and Patterson 2007; Dick 2007), sendo poucas as espécies que parasitam mais de uma espécie de hospedeiro. Além disso, o estabelecimento de novas associações parasito-hospedeiro são mais lentas do que outras interações (*e.g.* frugivoria), uma vez que os parasitos tem de se adaptar às características do novo hospedeiro como estratégias de defesa antiparasitária e os

recursos providos por estes (Mouillot *et al.* 2008). Assim, redes de interação parasito hospedeiro podem apresentar uma forte relação negativa com a riqueza de espécies de hospedeiros (Bellay *et al.* 2015; Mouillot *et al.* 2008; Guégan *et al.* 2001). Além do mais, comunidades de morcegos em ecossistemas tropicais se caracterizam por poucas espécies dominantes, e muitas raras (Fleming 1986), o que, de maneira prática, diminui a chance de observar as associações para as espécies menos abundantes. Portanto, redes de interação morcegos – *bat-flies* tendem a ser dominadas por associações simples entre um par de espécies hospedeiro – parasito. Entretanto, generalizações ainda não são possíveis, uma vez que estudos com esta abordagem são escassos, se não inexistentes. Desta forma, mais esforços de investigação nesta área são necessários, através de novos estudos em campo ou analisando a grande quantidade de dados já publicados para diferentes ambientes sobre a ótica das redes complexas.

Relações entre parasitos e hospedeiros estão presentes na grande maioria, se não na totalidade, de sistemas biológicos e vários fatores podem determinar a colonização de um hospedeiro por um parasito. Em cadeias tróficas, por exemplo, as espécies mais parasitadas tendem a ocupar posições centrais e apresentar uma dieta mais diversificada (Chen *et al.* 2008). Em nosso estudo, observamos uma relação direta entre a abundância de uma espécie de morcego e a riqueza de ectoparasitos associados a esta. De fato, a densidade já foi descrita como fator principal para a colonização de mamíferos terrestres por parasitos (Morand and Poulin 1998). A explicação neste caso é simples, já que quanto maior o número de hospedeiros disponíveis, maiores as chances destes serem encontrados por potenciais parasitos. Além disto, espécies mais abundantes tendem a apresentar menores flutuações



populacionais e menor risco de extinção, mantendo assim as populações das espécies de parasitos a ela associadas mais estáveis (Strona *et al.* 2013).

Em nosso estudo, espécies de dípteros ectoparasitos de morcegos não apresentaram diferença quanto a especialização entre as diferentes regiões amostradas. Esses animais apresentam um ciclo de vida complexo, se reproduzindo por viviparidade adentrófica, sendo as larvas de terceiro ínstar depositadas em abrigos utilizados pelos morcegos onde eclodem e imediatamente colonizam o hospedeiro. Assim, a utilização de uma ou mais espécies de morcegos está diretamente relacionada ao local de deposição das larvas, já que diferentes espécies possuem distintos comportamentos no que diz respeito a utilização de abrigos. Soma-se a isso, o fato de que outros mecanismos impedem ou diminuem a chance de colonização de novas espécies, como incompatibilidade imunológica entre parasito-hospedeiro (Dick and Patterson 2007). Portanto, aspectos evolutivos possivelmente desempenham papel mais importante sobre a especialização dos ectoparasitos de morcegos do que fatores ecológicos (*e.g.* competição interespecífica), o que explica a ausência de diferença para os valores de especialização entre as diferentes regiões de floresta tropical seca estudadas.

A relação filogenética entre as espécies já foi descrita como importante característica em redes de interação que apresentam estruturas modulares. Em geral, espécies mais próximas tendem a fazer parte de um mesmo módulo, sendo esse padrão consistente em diferentes tipos de interação e organismos (Mello *et al.* 2011; Krasnov *et al.* 2012; Bellay *et al.* 2013; Brito *et al.* 2014). Em nosso estudo, observamos que espécies de morcegos mais próximas filogeneticamente apresentam uma composição de ectoparasitos associados mais similar. Características morfológicas, químicas e fisiológicas dos organismos tendem a ser

moldadas evolutivamente, apresentando um forte sinal filogenético. Assim, espécies de hospedeiros mais próximas tendem a ser mais similares como recurso para os parasitos que as utilizam do que aquelas não relacionadas (Krasnov *et al.* 2012), apresentando, portanto, uma fauna de parasitos mais similar. Entretanto, as alterações fenotípicas entre as espécies de morcegos que determinam a sua colonização ou não por uma espécie de ectoparasitos ainda não são conhecidas e podem fornecer informações importantes sobre os mecanismos que moldam essa interação. Além disso, o estudo das relações filogenéticas para os *bat-flies* e sua influência sobre a estrutura da rede também pode fornecer informações interessantes, já que essa relação pode variar quando analisada para hospedeiros e parasitas (Krasnov *et al.* 2012).

Nossos resultados demonstraram que as redes de interações morcegos e ectoparasitos são altamente compartimentadas e fracamente aninhadas e conectadas, além de apresentarem relação com a riqueza de espécies de hospedeiros, possivelmente em função da alta especialização dos parasitos que participam desta interação. Observamos ainda que a abundância é o principal fator para a colonização de uma espécie de morcegos por ectoparasitos. Por fim, as relações filogenéticas influenciam a escolha de hospedeiros por seus parasitos, sendo que espécies de morcegos mais próximas apresentam uma fauna de ectoparasitos mais similar, provavelmente como resposta evolutiva dos ectoparasitos aos mecanismos de fuga e características do hospedeiro como recurso associados à diferentes espécies de morcegos, que tendem a ser semelhantes em espécies mais próximas.

## REFERÊNCIAS

- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes, P. R., Loyola, R. D., Ulrich, W. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*. **117**, 1227–1239.
- Barabási, A.-L. (2009) Scale-free networks: a decade and beyond. *Science*. **325**, 412–413.
- Bascompte, J. (2009) Disentangling the Web of Life. *Science (80-. )*. **325**, 416–419.
- Bascompte, J. (2010) Structure and dynamics of ecological networks. *Science (80-. )*. **329**, 765–766.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., Olesen, J. M. (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **100**, 9383–9387.
- Bastolla, U., Fortuna, M. A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., Bascompte, J. (2009) The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*. **458**, 1018–1020.
- Bellay, S., de Oliveira, E. F., Almeida-Neto, M., Lima Junior, D. P., Takemoto, R. M., Luque, J. L. (2013) Developmental Stage of Parasites Influences the Structure of Fish-Parasite Networks. *PLoS One*. **8**, 6–11.
- Bellay, S., De Oliveira, E. F., Almeida-Neto, M., Mello, M. a. R., Takemoto, R. M., Luque, J. L. (2015) Ectoparasites and endoparasites of fish form networks with different structures. *Parasitology* doi: 10.1017/S0031182015000128.
- Bertola, P. B., Aires, C. C., Favorito, S. E., Graciolli, G., Amaku, M., Pinto-Da-Rocha, R. (2005) Bat flies (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) parasitic on bats (Mammalia: Chiroptera) at Parque Estadual da Cantareira, São Paulo, Brazil: Parasitism rates and host-parasite associations. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **100**, 25–32.
- Blüthgen, N., Menzel, F., Blüthgen, N. (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol.* doi: 10.1186/1472-6785-6-9.
- Brito, S. V., Corso, G., Almeida, a. M., Ferreira, F. S., Almeida, W. O., Anjos, L. a., Mesquita, D. O., Vasconcellos, a. (2014) Phylogeny and micro-habitats utilized by lizards determine the composition of their endoparasites in the semiarid Caatinga of Northeast Brazil. *Parasitol. Res.* **113**, 3963–3972.
- Butts, C. T. (2009) Revisiting the Foundations of Network Analysis. *Science (80-. )*. **325**, 414–416.
- Chen, H. W., Liu, W. C., Davis, A. J., Jordán, F., Hwang, M. J., Shao, K. T. (2008)

- Network position of hosts in food webs and their parasite diversity. *Oikos*. **117**, 1847–1855.
- Coelho, M. S., Fernandes, G. W., Sanchez-azofeifa, A. (2014) Brazilian tropical dry forest on basalt and limestone outcrops: status of knowledge and perspectives. In: *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management* (eds A. Sanchez-azofeifa, J. S. Powers, G. W. Fernandes, & M. Quesada) pp. 55–68 CRC Press.
- Dick, C. W. (2007) High host specificity of obligate ectoparasites. *Ecol. Entomol.* doi: 10.1111/j.1365-2311.2006.00836.x.
- Dick, C. W., Gettinger, D. (2005) A faunal survey of streblid flies (Diptera: Streblidae) associated with bats in Paraguay. *J. Parasitol.* **91**, 1015–1024.
- Dick, C. W., Patterson, B. D. (2007) Against all odds: Explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *Int. J. Parasitol.* **37**, 871–876.
- Dormann, C. F., Fruend, J., Gruber, B. (2015) Package ‘ bipartite ’.
- Eriksson, A., Graciolli, G., Fischer, E. (2011) Bat flies on phyllostomid hosts in the Cerrado region: component community, prevalence and intensity of parasitism. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **106**, 274–278.
- Fleming, T. H. (1986) The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Rev. Chil. Hist. Nat.*
- Graciolli, G., Zortéa, M., Felipe, L., Carvalho, C. (2010) Bat flies ( Diptera , Streblidae and Nycteribiidae ) in a Cerrado area of Goiás State , Brazil. *Rev. Bras. Entomol.* **54**, 511–514.
- Graham, S. P., Hassan, H. K., Burkett-Cadena, N. D., Guyer, C., Unnasch, T. R. (2009) Nestedness of ectoparasite-vertebrate host networks. *PLoS One*. **4**, 1–8.
- Guégan, J. F., Morand, S., Poulin, R. (2001) Are there general laws in parasite community ecology? The emergence of spatial parasitology and epidemiology. *Parasite* doi: 10.1093/acprof:oso/9780198529873.003.0003.
- Guerrero, R. (1994a) Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parasitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) Del Nuevo Mundo. II. Los grupos: pallidus, caecus, major, uniformis, y longipes del género Trichobius Gervais, 1844. *Acta Biol. Venez.*
- Guerrero, R. (1994b) Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parasitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. IV. Trichobiinae com alas desarrolladas. *Bol. Entomol. Venez.*
- Guerrero, R. (1995) Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parasitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. V. Trichobiinae con alas reducidas o ausentes y miscelaneos. *Bol. Entomol. Venez.*

- Guerrero, R. (1996) Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parasitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. VI. Streblinae. *Acta Biol. Venez.*
- Guerrero, R. (1997) Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parasitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. VII. Lista de especies, hospedadores y paises. *Acta Biol. Venez.*
- Guimarães, L. R. (1966) Nycteribiid batflies from Panamá (Diptera: Nycteribiidae). In: *Ectoparasites from Panamá* (eds R. J. Wenzel & V. J. Tipton) pp. 393–404 Field Museum Natural History, Chicado.
- Guimarães, P. R., Rico-Gray, V., Oliveira, P. S., Izzo, T. J., dos Reis, S. F., Thompson, J. N. (2007) Interaction Intimacy Affects Structure and Coevolutionary Dynamics in Mutualistic Networks. *Curr. Biol.* **17**, 1797–1803.
- Hammer, Ø., Harper, D. a. T., Ryan, P. D. (2001) Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* **4**, 9–18.
- Jones, K. E., Purvis, A., MacLarnon, A., Bininda-Emonds, O. R. P., Simmons, N. B. (2002) A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **77**, 223–259.
- Krasnov, B. R., Fortuna, M. A., Mouillot, D., Khokhlova, I. S., Shenbrot, G. I., Poulin, R. (2012) Phylogenetic Signal in Module Composition and Species Connectivity in Compartmentalized Host-Parasite Networks. *Am. Nat.* **179**, 501–511.
- Lourenço, S. I., Palmeirim, J. M. (2007) Can mite parasitism affect the condition of bat hosts? Implications for the social structure of colonial bats. *J. Zool.* **273**, 161–168.
- Madeira, J. a., Fernandes, G. W. (1999) Reproductive phenology of sympatric taxa of Chamaecrista (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *J. Trop. Ecol.* **15**, 463–479.
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., de Aguiar, M. A. M. (2011) The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia*. **167**, 131–40.
- Melo Soares, F. A. (2013) Bat flies (Diptera: Streblidae) ectoparasites of bats at an Atlantic. *Biota Neotrop.* **13**, 242–246.
- Morand, S., Poulin, R. (1998) Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evol. Ecol.* **12**, 717–727.
- Moras, L. M., Bernardi, L. F. D. O., Graciolli, G., Gregorin, R. (2013) Bat flies (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) and mites (Acari) associated with bats (Mammalia: Chiroptera) in a high-altitude region in southern Minas Gerais, Brazil. *Acta Parasitol.* **58**, 556–63.

- Mouillot, D., Krasnov, B. R., I. Shenbrot, G., Poulin, R. (2008) Connectance and parasite diet breadth in flea-mammal webs. *Ecography (Cop.)*. **31**, 16–20.
- Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K. (2004) APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*. **20**, 289–290.
- Patterson, B. D., Dick, C. W., Dittmar, K. (2008) Parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae) on neotropical bats: effects of host body size, distribution, and abundance. *Parasitol. Res.* **103**, 1091–1100.
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., McMahon, T. A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci. Discuss.* **4**, 439–473.
- Pezzini, F. F., Ranieri, B. D., Brandão, D. O., Fernandes, G. W., Quesada, M., Espírito-Santo, M. M., Jacobi, C. M. (2014) Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant Biosyst. - An Int. J. Deal. with all Asp. Plant Biol.*, 1–10.
- Poulin, R. (2010) Network analysis shining light on parasite ecology and diversity. *Trends Parasitol.* **26**, 492–498.
- R Development Team (2014) R: A language and environment for statistical computing.
- Strona, G., Galli, P., Fattorini, S. (2013) Fish parasites resolve the paradox of missing coextinctions. *Nat. Commun.* **4**, 1–5.
- Thebault, E., Fontaine, C. (2010) Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science (80-. )*. **329**, 853–856.
- Vasconcelos, P. F., Falcão, L. A. D., Graciolli, G., Borges, M. A. Z. (2015) Parasite-host interactions of bat flies (Diptera: Hippoboscoidea) in Brazilian tropical dry forests. *Parasitol. Res.* doi: 10.1007/s00436-015-4757-8.
- Wang, X. F., Chen, G. (2003) Complex Networks : Scale-Free and Beyond. *Ieee Circuits Syst. Mag.* **116**, 6–20.

**Anexo 1** – Lista de espécies de morcegos e ectoparasitos associados amostrados em nove áreas de floresta tropical seca na Unidade de Conservação Morro da Pedreira, região central do estado de Minas Gerais

<b>Hospedeiro</b>	<b>Parasita</b>
<i>Anoura caudifer</i>	<i>Strebla carvalhoi</i> <i>Trichobius tiptoni</i>
<i>Anoura geoffroyi</i>	<i>Anastrebla modestini</i> <i>Exastinion clovisi</i> <i>Trichobius propinquus</i>
<i>Artibeus planirostris</i>	<i>Megistopoda aranea</i>
<i>Carollia perspiscilata</i>	<i>Speiseria ambigua</i> <i>Trichobius joblingi</i>
<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Strebla wiedemannii</i> <i>Trichobius furmani</i>
<i>Dyphilla ecaudata</i>	<i>Trichobius diphyllae</i> <i>Strebla diphyllae</i>
<i>Glossophaga soricina</i>	<i>Paraeuctenodes longipes</i> <i>Strebla curvata</i> <i>Trichobius dugesii</i>
<i>Lonchophylla dekeyseri</i>	<i>Trichobius loncophyllae</i> <i>Trichobius</i> sp. (complexo dugessi)
<i>Lonchophylla mordax</i>	<i>Paraeuctenodes similis</i>
<i>Micronycteris sanborni</i>	<i>Trichobius joblingi</i>
<i>Micronycteris</i> sp.	Gênero novo <i>Trichobius</i> cf. <i>handleyii</i>
<i>Myotis nigricans</i>	<i>Basilisa juquiensis</i>
<i>Phyllostomus discolor</i>	<i>Strebla hertigi</i> <i>Trichobius costalimai</i> <i>Trichobius perspiscilatus</i>
<i>Phyllostomus hastatus</i>	<i>Strebla mirabilis</i> <i>Trichobius longipes</i>
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	<i>Paratrichobius sanchezi</i> <i>Trichobius</i> cf. <i>angulatus</i>

**Anexo 2** – Lista de espécies de morcegos e ectoparasitos associados amostrados em nove áreas de floresta tropical seca em três Unidades de Conservação na região norte do estado de Minas Gerais.

<b>Hospedeiro</b>	<b>Parasita</b>
<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Paratrichobius longicrus</i>
<i>Artibeus planirostris</i>	<i>Aspidoptera phyllostomatis</i> <i>Megistopoda aranea</i> <i>Trichobius joblingi</i>
<i>Carollia perspiscilata</i>	<i>Megistopoda aranea</i> <i>Speiseria ambigua</i> <i>Strebla guajiro</i> <i>Trichobius joblingi</i>
<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Trichobius parasiticus</i>
<i>Glossophaga soricina</i>	<i>Trichobius dugessii</i> <i>Trichobius sp.</i>
<i>Loncophylla dekeyseri</i>	<i>Trichobius uniformis</i>
<i>Mimon crenulatum</i>	<i>Basilisa mimoni</i> <i>Trichobius sp. (complexo longipes)</i>
<i>Phyllostomus discolor</i>	<i>Strebla hertigi</i> <i>Trichobius costalimai</i> <i>Trichobius perpiscilatus</i>
<i>Phyllostomus hastatus</i>	<i>Strebla mirabilis</i> <i>Trichobius longipes</i>
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	<i>Trichobius sp. (complexo dugessi)</i>



## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesta tese, investigamos os efeitos da sucessão secundária e estrutura do habitat sobre a comunidade de morcegos em florestas tropicais secas brasileiras, além de descrevermos a estrutura da rede de interação envolvendo morcegos e dípteros ectoparasitos. De maneira geral, demonstramos que florestas em estágios tardios de sucessão abrigam uma maior diversidade de morcegos do que áreas em outros estágios sucessionais. Paralelamente, observamos que a perda de diversidade de morcegos acarreta em perda de diversidade funcional, o que influencia diretamente os serviços ecossistêmicos prestados por esses animais em florestas tropicais secas. Entretanto, não foi possível determinar quais as variáveis da estrutura do habitat (*e.g.* altura, densidade e riqueza de plantas) que influenciam nesta relação. Possivelmente esse padrão seja devido a múltiplos fatores que atuam desde escalas de observação locais (como a presença de uma espécie de planta e interações intraespecíficas) até escalas mais amplas, como a influência de características da matriz do entorno. Outro aspecto importante evidenciado neste estudo foi a relação direta entre diversidade funcional de morcegos e plantas. Este resultado indica que esta pode ser uma variável interessante a ser investigada neste sistema, já que a diversidade funcional de plantas é algo mais diretamente relacionado aos morcegos do que parâmetros estruturais gerais do habitat, especialmente em ambientes altamente sazonais como as florestas tropicais secas. Por fim, observamos que aspectos que envolvem interações entre morcegos e seus ectoparasitos são moldados basicamente por variáveis em uma escala de tempo evolutiva, não sendo observados efeitos locais sobre a estrutura da rede e características dos vértices.

Ou seja, a alta especialização dos parasitos em uma ou poucas espécies de hospedeiros, como adaptação para possibilitar e maximizar a utilização do recurso (o próprio hospedeiro), diminui os efeitos locais sobre a estrutura desta interação.